



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1
Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie – Agro- Santé

présentée par

Benoit Marion

préparée à l'unité de recherche 6553 Ecobio
Ecosystèmes, Biodiversité, Evolution
UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

**Impact du pâturage sur
la structure de la
végétation :
interactions biotiques,
traits et conséquences
fonctionnelles**

**Thèse soutenue à Rennes
le 17 Novembre 2010**

devant le jury composé de :

Joëlle Fustec

MC ESA Angers / *rapporteur*

François Mesléard

DR centre de recherches Tour du Valat , Pr associé
IUT d'Avignon / *rapporteur*

Gabrielle Thiébaut

Pr Univ. Rennes 1 / *examineur*

Elisabeth Lambert

MC Univ. Catholique de l'Ouest Angers / *examineur*

Emmanuelle Personeni

MC Univ. Caen Basse-Normandie / *examineur*

Bernard Amiaud

MC INPL Nancy / *examineur*

Jan-Bernard Bouzillé

Pr Univ. Rennes 1 / *directeur de thèse*

Anne Bonis

CR Univ. Rennes 1 / *co-directeur de thèse*

Résumé

Les prairies semi-naturelles constituent des espaces multifonctionnels susceptibles de rendre de nombreux services à la société. Ce sont en particulier des agro-écosystèmes favorables à l'expression d'une grande diversité floristique et faunistique. Le pâturage peut constituer un mode de gestion durable de ces espaces adapté à des objectifs de préservation et de restauration de la diversité, pouvant concilier enjeux écologiques et agronomiques.

Dans ce contexte, l'objectif de cette thèse est d'arriver à une meilleure compréhension de la réponse des communautés végétales au pâturage et des conséquences fonctionnelles associées en utilisant comme modèle d'étude, trois communautés végétales rencontrées dans les prairies humides du Marais Poitevin. Cet objectif requiert d'étudier le pâturage à la lumière de deux problématiques majeures de l'écologie des communautés : (i) l'étude des règles d'assemblage des communautés et (ii) l'étude du lien entre la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes. Pour cela, une approche fonctionnelle basée sur les traits des espèces se révèle pertinente.

Nous avons montré que le pâturage a un impact positif sur la richesse et la diversité floristiques des trois communautés étudiées. Au sein de chacune de ces communautés, le patron de pâturage hétérogène des herbivores est à l'origine d'une hétérogénéité de la structure de la végétation qui se présente sous la forme d'une mosaïque de types de patches caractérisés par des compositions floristiques et des abondances relatives des espèces contrastées. L'impact positif du pâturage sur la diversité et la richesse floristiques des communautés résulte à la fois (i) des variations de la composition floristique et des abondances relatives des espèces entre patches et (ii) de l'impact des herbivores sur la diversité et la richesse spécifiques de la végétation à l'échelle intra-patch.

Les variations de la composition floristique observées entre types de patches sont le résultat des variations de l'importance de différents filtres environnementaux associés au pâturage, notamment du prélèvement de biomasse et de la compétition interspécifique. L'augmentation de l'intensité du pâturage entraîne un remplacement des espèces dominantes caractérisées par une forte aptitude à la compétition aérienne et une stratégie conservatrice vis à vis des ressources par des espèces dominantes présentant une forte aptitude à l'acquisition des ressources une forte aptitude à la compétition racinaire.

L'impact du pâturage sur la diversité à l'échelle intra-patch peut résulter de son impact négatif sur l'intensité de la compétition pour la lumière et de son impact sur l'hétérogénéité environnementale à une échelle fine.

Nous avons enfin montré que le patron hétérogène de pâturage avait pour conséquence des variations des processus écosystémiques associés au cycle de l'azote et du carbone. Il existe un lien entre la structure des différents types de patches générés par les herbivores et ces processus. Il apparaît que les valeurs des traits des espèces dominantes influencent davantage le fonctionnement écosystémique que la diversité de ces traits.

Ce travail constitue une étape vers une approche prédictive de l'impact du pâturage sur la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème pouvant se révéler d'une grande utilité dans l'optique de la gestion des prairies naturelles.

Mots clés : biodiversité, compétition interspécifique, diversité fonctionnelle, gestion, hétérogénéité, pâturage, prairies, processus écosystémiques, traits fonctionnels.

Abstract

Semi-natural grasslands constitute some multifunctional spaces which provide numerous benefits to society. Together with their obvious economic interest, semi-natural grasslands support a high plant and animal biodiversity. Grazing can constitute a sustainable management tool for these habitats, fitting well with conservation and restoration targets, and together able to satisfy agronomical issues.

Within this global framework, this thesis intended to get a better understanding of plant communities response to grazing and of the resulting consequences on ecosystem functioning. Three plant communities encountered in a wet grasslands situated in the Marais Poitevin on the French Atlantic coast constituted the biological model.

Studying the impact of grazing on plant communities and the resulting consequences on ecosystem functioning required to consider two important issues of community ecology : (i) community assembly rules, and (ii) the relationship between community structure and ecosystem functioning. Accordingly, a functional approach of plant community structure considering plant traits was used.

Grazing increased plant diversity and richness in all three studied communities. Within each community, the spatially heterogeneous grazing pattern of herbivores (cattle and horses) led to a mosaic of vegetation patches differing in species composition and relative abundances. The positive impact of grazing on plant diversity and richness resulted from both (i) the floristic and species abundances contrasts between patches and (ii) the impact of grazers on plant diversity at the patch scale.

Floristic contrasts observed among patch types resulted from the variation of the importance of the various environmental filters associated to grazing, in particular biomass loss rate and inter-specific competition. Grazing intensity enhancement led to the replacement of dominant species characterized by traits associated to slow growth, efficient conservation of internal resources and high ability to compete for light, by dominant species characterized by traits associated to fast growth, rapid resource acquisition and high root competition ability.

Grazing effect on within-patch diversity could result from the reduction of competition for light, and from the fine-scale heterogeneity that grazers generate.

The spatially heterogeneous grazing pattern led to a heterogeneity of ecosystem processes. The species structure of the vegetation patches could be linked to some parameters of the carbon and nitrogen cycles. In particular, the traits of the dominant species were found as an important determinant of the studied functional processes. Plant trait diversity appeared less determinant than traits of the dominant species for such processes.

This work constitute a step toward a predictive approach of grazing impact on plant community structure and ecosystem functioning which can contribute to conciliate ecological, environmental and agronomic issues.

Keywords : biodiversity, ecosystem processes, functional diversity, functional traits, grasslands, grazing, heterogeneity, inter-specific competition, management.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL	13
CHAPITRE 1 : How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands?	23
CHAPITRE 2 : Importance de l'hétérogénéité environnementale pour la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle dans une prairie humide pâturée	47
CHAPITRE 3 : Lien entre les traits des espèces et leur réponse au pâturage	79
CHAPITRE 4 : Lien entre la structure fonctionnelle des communautés et les processus écosystémiques	103
CHAPITRE 5 : Rôle de la compétition dans la structuration de la végétation le long d'un gradient de pâturage	139
DISCUSSION GENERALE	193
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	203

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

Les prairies naturelles et semi-naturelles sont porteuses de valeurs écologiques et environnementales. Elles constituent un réservoir important de biodiversité floristique et faunistique. Elles présentent souvent une valeur patrimoniale forte.

Le pâturage est un mode de gestion des prairies permanentes très largement répandu. Il est considéré comme un déterminant majeur de la biodiversité (Collins *et al.*, 1998; Bakker, 1998; Proulx & Mazumder, 1998; Cingolani *et al.*, 2005; Klimek *et al.*, 2007) et des processus écosystémiques (Van Wijnen *et al.*, 1999; Frank *et al.*, 2002; Bakker *et al.*, 2004; Rossignol *et al.*, 2006) dans les espaces prairiaux. Les prairies semi-naturelles pâturées constituent des espaces multifonctionnels susceptibles de rendre de nombreux services à la société. Ce sont en particulier des agro-écosystèmes favorables à l'expression d'une grande diversité floristique mais également faunistique à travers les refuges, les sites d'alimentation ou de reproduction qu'elles constituent pour de nombreux animaux (oiseaux, micro-mammifères, insectes; Van Wieren, 1998). La diversité végétale associée à ces prairies peut présenter un effet positif sur la qualité des fourrages et les qualités sensorielles et nutritionnelles des produits issus de l'élevage des herbivores (Martin *et al.*, 2005).

Ces espaces semi-naturels sont cependant menacés. La surface occupée par les prairies naturelles et semi-naturelles a fortement diminué en Europe durant la seconde moitié du XX^{ème} siècle, en raison de l'abandon du pâturage extensif et de l'intensification de l'agriculture. L'abandon du pâturage dans certaines zones a conduit à un envahissement par les ligneux, augmentant par endroit le risque d'incendie lié à l'accumulation de biomasse (Osoro *et al.*, 1999). La pratique d'un pâturage intensif sur des surfaces limitées a conduit ailleurs à une réduction importante de la diversité floristique et à la perte d'espèces patrimoniales (Van Wieren, 1995).

La préservation de la biodiversité et la gestion durable des espaces dédiés à la production agricole constituent deux enjeux majeurs de notre époque. Le pâturage peut constituer un mode de gestion durable des espaces naturels adapté à des objectifs de préservation et de restauration de la diversité, pouvant concilier enjeux écologiques et agronomiques (Isselstein *et al.*, 2007).

Il convient en conséquence de s'interroger sur les modalités de gestion les plus favorables aux objectifs environnementaux et agronomiques, et sur les conditions de la compatibilité de ces objectifs (Isselstein *et al.*, 2007).

L'histoire de pâturage et la fertilité du système pâturé, la nature des herbivores, leur race, leur densité, sont autant de facteurs qui peuvent influencer la réponse de la végétation au pâturage (Adler *et al.*, 2004; Pakeman, 2004; Rook *et al.*, 2004; de Bello *et al.*, 2005; Sebastià *et al.*, 2008). L'impact des grands herbivores sur la végétation n'est pas encore bien compris. Les utilisateurs et gestionnaires de ces systèmes sont cependant fortement demandeurs de connaissances permettant de prédire la réponse des communautés aux modes de gestion, de façon à permettre d'ajuster de manière judicieuse les pratiques aux enjeux environnementaux et agronomiques de notre époque. Il est donc nécessaire de développer une meilleure compréhension de la réponse des communautés végétales au pâturage et des conséquences fonctionnelles associées. Cet objectif requiert d'étudier le pâturage à la lumière de deux problématiques majeures de l'écologie des communautés : **(1) l'étude des règles d'assemblage des communautés** et **(2) l'étude du lien entre la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes**.

Parmi les facteurs fréquemment évoqués pour expliquer l'impact du pâturage sur la composition floristique et la diversité des communautés végétales figurent la création d'hétérogénéité (Alados *et al.*, 2004; Glenn *et al.*, 1992; Sebastià *et al.* 2008) et le contrôle des espèces compétitives (Bakker, 1998; Collins *et al.*, 1998; Amiaud *et al.*, 2008). Pour comprendre l'impact des herbivores sur la composition floristique et la diversité des communautés, il convient donc également d'étudier l'impact du pâturage sur la végétation en considérant deux autres problématiques importantes de l'écologie des communautés : **(3) le lien entre hétérogénéité et diversité** et **(4) le rôle de la compétition dans la structuration des communautés**.

1. Lien entre les conditions environnementales et la structure des communautés végétales : traits fonctionnels et règles d'assemblage des communautés

La description et la compréhension du lien entre la structure des communautés végétales et les conditions environnementales sont parmi les principaux objectifs de l'écologie

des communautés. Des travaux déjà anciens ont clairement montré que la composition et la diversité des communautés végétales changent le long des gradients de contraintes abiotiques et de perturbations (voir Austin & Austin, 1980 par exemple). L'étude du lien entre les caractéristiques de l'environnement et la structure des communautés présente des intérêts aussi bien théoriques qu'appliqués. D'une part, elle permet de mettre en évidence les mécanismes qui contrôlent la structuration des communautés. D'autre part, elle peut permettre de prédire la réponse des communautés aux modifications de leur environnement, ce qui présente un grand intérêt notamment dans l'optique d'une approche prédictive de l'impact des changements globaux, des modifications d'usage des terres, ou des modes de gestion sur la végétation.

De nombreuses études se sont attachées à décrire la réponse des plantes à différents types de contraintes abiotiques ou de perturbations. Ces études constituent une étape essentielle vers la compréhension du lien entre environnement et structure des communautés. Toutefois, leurs conclusions ne sont pas généralisables à d'autres systèmes caractérisés par des flores différentes. La recherche de règles générales associant les espèces aux conditions environnementales nécessite d'établir un lien entre certains attributs des espèces et leurs réponses aux conditions environnementales (Lavorel *et al.*, 1997; Diaz *et al.*, 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Pausas *et al.*, 2003; McGill *et al.*, 2006). Ces attributs sont généralement qualifiés de « traits fonctionnels de réponse ». Dans ce contexte, une communauté est considérée comme le résultat du filtrage par l'environnement des espèces appartenant à un pool régional sur la base de leurs traits (Lavorel *et al.*, 1997; Lavorel & Garnier, 2002; McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007). Contrairement à une approche taxonomique basée sur l'identité des espèces, cette approche fonctionnelle de l'écologie des communautés peut permettre la mise en évidence de règles générales applicables à tous systèmes soumis aux mêmes facteurs écologiques (Keddy, 1992). De nombreuses classifications fonctionnelles des plantes sur la base de traits ou combinaisons de traits associés à leur réponse à divers facteurs écologiques ont déjà été proposées. Parmi les plus connues, on peut citer les formes de vie de Raunkier (1934), les attributs vitaux de Noble et Slatyer (1980), les stratégies C-S-R de Grime (1974) ou les stratégies L-H-S de Westoby (1998).

Les traits susceptibles d'influencer la distribution des espèces le long des gradients environnementaux sont liés entre autres à leurs stratégies d'acquisition des ressources (Westoby *et al.*, 2002; Garnier *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004), à leurs stratégies de régénération (Westoby, 1998; Golodets *et al.*, 2009) et à leur aptitudes à la compétition (Goldberg & Landa, 1991; Navas & Richard, 2005; Violle *et al.*, 2006; Violle *et al.* 2010).

Ainsi, le long des gradients de contraintes abiotiques, on observe généralement une diminution de la teneur en azote des feuilles et de la surface spécifique foliaire des plantes et une augmentation de la teneur en matière sèche de leurs feuilles (Fonseca *et al.*, 2000; Lavorel & Garnier, 2002; Garnier *et al.*, 2004). Cette variation de la valeurs des traits traduit le remplacement d'espèces caractérisées par une stratégie d'acquisition rapide des ressources et un fort taux de croissance par des espèces caractérisées par une stratégie de conservation efficace des ressources et un faible taux de croissance. Le long d'un gradient de perturbation, on observe fréquemment une diminution de la hauteur des plantes et de la masse de leurs graines (Pakeman, 2004; Kahmen *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Golodets *et al.*, 2009). Cette variation traduit le remplacement d'espèces caractérisées par une forte aptitude à la compétition pour la lumière, intense en absence de perturbation, avec une faible capacité de dispersion par des espèces peu compétitives mais aptes à coloniser les trouées générées dans la matrice par les perturbations.

Les actions des grands herbivores sur la végétation sont multiples. Parmi les principales composantes du pâturage, on peut citer le prélèvement de biomasse, le piétinement et le dépôt d'urine et de faeces. Outre leur impact direct sur les plantes (perte de tissus), ces différentes actions du pâturage peuvent avoir des effets sur l'environnement abiotique (lumière, fertilité) et biotique (intensité de la compétition). Etant donné les impacts multiples des herbivores sur la végétation et sur l'environnement biotique et abiotique, la réponse des plantes au pâturage peut dépendre de nombreux traits associés à la stratégie d'acquisition des ressources, au mode de régénération ou à l'aptitude à la compétition.

Des travaux récents ont également montré l'intérêt de l'utilisation des traits fonctionnels pour une approche prédictive et quantitative de la variation de la biodiversité le long de gradients environnementaux (Shipley *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2010). Cela passe par une meilleure compréhension du lien entre la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle, qui reste encore peu étudié (Petchey & Gaston, 2002; Hooper *et al.*, 2005; de Bello *et al.*, 2006). La diversité fonctionnelle peut être définie comme la distribution des valeurs des traits des espèces au sein d'une communauté (Diaz & Cabido, 2001; Tilman, 2001). Même si des combinaisons de traits différentes peuvent parfois permettre de répondre à une contrainte abiotique ou à une perturbation, le filtrage par l'environnement est généralement considéré comme une force de convergence des valeurs des traits des espèces (Keddy, 1992; Cornwell *et al.*, 2006). Pourtant la diversité fonctionnelle est généralement plus grande qu'attendue sous l'hypothèse du seul effet du filtrage par l'environnement (Weiher *et al.*, 1998; Stubbs & Wilson, 2004). Cela est généralement interprété comme la conséquence des interactions

compétitives entre espèces. En accord avec le principe d'exclusion compétitive, ces dernières empêchent la coexistence d'espèces trop similaires sur le plan fonctionnel (« limiting similarity »; MacArthur & Levins, 1967). La diversité fonctionnelle est le donc résultat de l'équilibre entre les forces de convergence et de divergence des traits fonctionnels.

2. Lien entre la structure des communautés et le fonctionnement écosystémique

La composition et la diversité des communautés végétales peuvent influencer la nature et l'intensité des processus écosystémiques, notamment les flux d'énergie et de matière dans l'écosystème (Hooper & Vitousek, 1997; Garnier *et al.*, 2004; Kahmen *et al.*, 2006; Mokany *et al.*, 2008; Schumacher & Roscher, 2009). Comprendre la réponse des communautés végétales à des modifications des conditions environnementales peut donc permettre de prévoir les conséquences de ces modifications sur des processus comme la productivité primaire ou la minéralisation de l'azote. Cela peut avoir un grand intérêt en terme de gestion de l'environnement dans la mesure où ces processus influencent les services rendus par les écosystèmes sur le plan environnemental et agronomique.

De nombreuses études ont montré un impact de la composition et de la structure des communautés végétales sur les propriétés fonctionnelles des écosystèmes (Naeem *et al.*, 1994; Hooper & Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997; Hooper *et al.*, 2005; Spehn *et al.*, 2005; Thompson *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 2007; Balvanera *et al.*, 2006; Kahmen *et al.*, 2006; Mokany *et al.*, 2008; Schumacher & Roscher, 2009). Toutefois, de nombreuses questions restent débattues dans ce domaine. Ces questions concernent principalement l'importance de la diversité par rapport à l'identité des espèces dominantes (Mokany *et al.*, 2008; Schumacher & Roscher, 2009). Le débat relatif au lien entre la diversité spécifique des communautés végétales et leur productivité, qui dure depuis plusieurs décennies, montre la difficulté de conclure. L'absence de consensus repose principalement sur le fait que la plupart des études qui ont montré un effet de la diversité sur les processus écosystémiques ont été réalisées en manipulant expérimentalement la composition et la diversité d'assemblages spécifiques artificiels, immatures et non soumis aux filtres environnementaux biotiques et abiotiques qui contrôlent la diversité dans les communautés naturelles (Hooper *et al.*, 2005; Thompson *et al.*, 2005). Le lien entre diversité et fonctionnement semble moins évident dans les études menées

sur des communautés naturelles (Kahmen *et al.*, 2006; Mokany *et al.*, 2008; Schumacher & Roscher, 2009) qui montrent généralement une importance prédominante des espèces dominantes. Toutefois, les conclusions de ces études sont également contestées en raison de la difficulté à séparer *in natura* l'effet de la diversité et l'effet direct de l'environnement sur les processus écosystémiques (Huston, 1997).

Comme dans le cas du lien entre environnement et structure des communautés, une approche fonctionnelle plutôt que taxonomique permet une meilleure compréhension des mécanismes impliqués dans les relations entre structure et fonctionnement. Elle permet également d'espérer mettre en évidence des règles généralisables à différents systèmes, caractérisés par des flores différentes. L'effet des plantes sur les propriétés fonctionnelles des écosystèmes peut être déduit de certains de leurs traits (Lavorel & Garnier, 2002; Garnier *et al.*, 2004; Mokany *et al.*, 2008; Schumacher & Roscher, 2009). Ces traits sont généralement qualifiés de « traits fonctionnels d'effet ». De nombreux traits sont susceptibles d'être des indicateurs de l'effet des plantes sur les processus écosystémiques. Les traits liés à l'acquisition des ressources comme la surface spécifique foliaire ou la teneur en azote des feuilles sont notamment associés à l'impact des plantes sur les processus liés au cycle de l'azote et du carbone. Il a été montré que ces traits étaient associés à la productivité primaire, à la vitesse de décomposition de la litière ou au taux de minéralisation de l'azote dans le sol (Lavorel & Garnier, 2002; Garnier *et al.*, 2004).

Deux théories principales relient la structure fonctionnelle des communautés et les processus écosystémiques :

- L'hypothèse de « mass ratio » de Grime (1998) propose que l'impact des plantes sur les processus écosystémiques soient liés à leurs abondances (biomasses) relatives dans la communauté. Cette théorie donne une grande importance à l'identité des espèces qui dominent une communauté et donc à leurs traits.

- L'hypothèse de complémentarité (Tilman, 1997) propose que les processus écosystémiques soient liés à la diversité fonctionnelle. Selon cette hypothèse, des espèces présentant des stratégies d'utilisation des ressources contrastées (forte diversité fonctionnelle) sont davantage complémentaires dans l'utilisation des ressources que des espèces proches sur le plan fonctionnel ce qui entraîne une accélération des processus écosystémiques liés aux cycles de la matière.

De nombreuses études ont montré que le pâturage est un déterminant important des processus écologiques liés aux cycles de la matière dans les écosystèmes prairiaux (Huntly, 1991; McNaughton *et al.*, 1997; Van Wijnen *et al.*, 1999; Milchunas & Lauenroth, 1993;

Frank *et al.*, 2002; Bakker *et al.*, 2004; Rossignol *et al.*, 2006). La sélection opérée par les herbivores sur les traits des espèces peut expliquer leur impact sur les processus écosystémiques. La teneur en azote des tissus des plantes favorisées par le pâturage peut par exemple influencer fortement la qualité de la litière et donc le taux de minéralisation de l'azote (Ritchie *et al.*, 1998; Wardle *et al.*, 2002; Rossignol *et al.*, 2006).

3. Lien entre hétérogénéité et diversité

Une des plus ancienne idée en écologie est que les environnements hétérogènes sont plus favorables à la diversité spécifique que les environnements homogènes (McIntosh, 1985). L'hétérogénéité des conditions environnementales peut conduire à une mosaïque de patchs de végétation caractérisés par des compositions floristiques contrastées à différentes échelles. La diversité à une échelle donnée résulte de l'hétérogénéité aux échelles inférieures (Wagner *et al.*, 2000; Veech *et al.*, 2002; Gering *et al.*, 2003; Ribeiro *et al.*, 2008; Klimek *et al.*, 2008).

Les perturbations sont source d'hétérogénéité. Elles interviennent le plus souvent avec une intensité et une fréquence qui varie dans l'espace. L'effet direct des perturbations sur la végétation (destruction de biomasse) comme leurs effets sur l'environnement abiotique (lumière, nutriments) et biotique (intensité de la compétition) peuvent ainsi varier dans l'espace à des échelles très variables. L'hétérogénéité des perturbations est souvent évoquée pour expliquer leur impact sur la diversité (Levin & Paine, 1974; Wilson, 1994; Olofsson *et al.*, 2008).

Une caractéristique essentielle du pâturage extensif réside dans sa dimension hétérogène (Adler *et al.*, 2001; Dumont *et al.*, 2007). Cette hétérogénéité est souvent évoquée pour expliquer son impact sur la diversité (Alados *et al.*, 2004; Glenn *et al.*, 1992; Sebastià *et al.*, 2008). De nombreux facteurs peuvent influencer le patron spatial de prélèvement de biomasse. Parmi les principaux, on peut citer la disponibilité et la qualité de la végétation et les comportements sociaux dans le cas de troupeaux (Huntly, 1991; Wallis de Vries & Dalendoudt, 1994; Parsons & Dumont, 2003). Chez certains herbivores, le dépôt des faeces peut être hétérogène. C'est le cas des chevaux qui sont responsables de la création de « crottinoires ». Les zones réservées au dépôt des crottins sont généralement très peu pâturées. L'hétérogénéité du pâturage peut entraîner une hétérogénéité de la végétation favorable à la diversité floristique (Cid & Brizuela, 1998; Posse *et al.*, 2000; Adler *et al.*, 2001; Correll *et*

al., 2003). Le grain de cette hétérogénéité peut être très variable. L'échelle à laquelle elle apparaît est généralement plus large dans le cas de grands herbivores comme les équins ou les bovins que dans celui de plus petits herbivores comme les caprins ou les ovins (Rook *et al.*, 2004; Sebastià *et al.*, 2008).

4. Rôle de la compétition dans la structuration des communautés

La compétition entre plantes est considérée comme l'un des principaux facteurs de structuration des communautés végétales (Grime, 1974; Tilman, 1988; Keddy, 1989; Grace & Tilman, 1990; Suding & Goldberg, 2001). Lorsque les ressources sont limitées, l'aptitude à la compétition d'une plante influence sa croissance, sa survie, sa reproduction et donc son abondance dans la communauté. Plus la compétition joue un rôle important dans la structuration d'une communauté, plus on s'attend à ce que les abondances relatives des espèces dans une communauté soient déterminées par leurs aptitudes à la compétition (Miller & Werner, 1988; Keddy *et al.*, 1994; Gaudet & Keddy, 1995; Fraser & Keddy, 2005).

Le rôle de la compétition dans la structuration des communautés végétales a fait l'objet de nombreuses études le long de gradients de fertilité (Gaudet & Keddy, 1995; Emery *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002; Fraser & Keddy, 2005; Kikvidze *et al.*, 2005; Liancourt *et al.*, 2005) et de perturbations (Wilson & Tilman, 1993; Wilson & Tilman, 1995; Hartley & Amos, 1999; Van der Wal *et al.*, 2000; Suding & Goldberg, 2001; Fraser & Keddy, 2005; Fynn *et al.*, 2005). Pourtant, le rôle de la compétition dans la structuration des communautés le long des gradients environnementaux fait encore débat. Certains auteurs considèrent que l'importance de la compétition dans la structuration des communautés diminue le long des gradients de perturbations ou de contraintes environnementales (Grime, 1979; Huston, 1979; Keddy, 1989). D'autres estiment que les interactions biotiques restent importante pour la structure des communautés tout le long des gradients mais que c'est la ressource pour laquelle les plantes sont en compétition qui change (Newman, 1973; Tilman, 1988; Grubb, 1985).

Les variations de l'intensité et de la nature des interactions compétitives sont souvent évoquées pour expliquer les variations de la structure des communautés liées au pâturage (Collins, 1987; Milchunas *et al.*, 1988; Olff & Ritchie, 1998; Proulx & Mazumber, 1998; Grace & Jutila, 1999; Bakker *et al.*, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004; Louault *et al.*, 2005). Pourtant, peu d'études ont mesuré directement l'impact du pâturage ou de la défoliation sur

les interactions compétitives entre plantes (Hartley & Amos, 1999; Van der Wal *et al.*, 2000; Fynn *et al.*, 2005; Fraser & Keddy, 2005).

5. Organisation du manuscrit

Le deux premiers chapitres ont pour problématique le lien entre hétérogénéité et diversité dans une prairie pâturée.

- Le **premier chapitre**, qui a fait l'objet d'une publication (Marion *et al.*, 2010), a pour objectif d'évaluer l'importance de l'hétérogénéité de la végétation induite par les herbivores dans leur effet sur la diversité. Deux espèces d'herbivores ont été comparées : des chevaux et des bovins. Ce premier chapitre décrit également la mosaïque d'assemblages spécifiques générée par l'hétérogénéité du patron de pâturage. Ces différents assemblages spécifiques auxquels sont associés des intensités de pâturage contrastées, et qui peuvent donc être placés le long d'un gradient d'intensité de pâturage, ont été utilisés pour répondre aux problématiques des chapitres suivants.

- Le **second chapitre** a pour objet l'importance de l'hétérogénéité des conditions environnementales, liée aux variations de la pression de pâturage et de la topographie, pour la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle du système prairial étudié.

Le troisième et le quatrième chapitre ont pour problématique la réponse de la végétation au pâturage en terme de traits fonctionnels et ses conséquences sur les processus écosystémiques.

- Le **troisième chapitre** a pour objectif d'établir un lien entre le patron d'abondance des espèces le long d'un gradient de pâturage et leurs traits fonctionnels.

- L'objectif du **quatrième chapitre** est d'évaluer l'influence de la structure fonctionnelle (valeurs des traits dans la communauté, diversité fonctionnelle) d'assemblages spécifiques associés à des intensités de pâturage contrastées sur différents processus écosystémiques liés aux cycles du carbone et de l'azote.

Enfin, le **cinquième chapitre** a pour problématique l'importance des interactions compétitives dans la structuration de la végétation le long d'un gradient de pâturage. Ce chapitre a été divisé en deux parties. Dans une **première partie**, il traite de des variations de l'intensité de la compétition le long d'un gradient de pâturage. La **seconde partie** concerne le lien entre les aptitudes à la compétition des espèces et leurs patrons de variation d'abondance le long du gradient de pâturage.

**PRESENTATION DU SITE D'ETUDE
ET DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL**

PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Le Marais Poitevin

Le Marais Poitevin situé sur la côte atlantique de la France constitue par sa superficie la deuxième zone humide française (120 000 ha), et la première de la côte atlantique. Il s'étend sur les départements de la Vendée, de la Charente-Maritime et des Deux-Sèvres. Il est issu de terres gagnées sur la mer par des travaux de poldérisation à partir du X^{ième} siècle (comblement du golfe des Pictons dont il ne reste que l'actuelle Baie de l'Aiguillon). Le climat est de type thermo-atlantique avec une faible amplitude thermique annuelle et un déficit hydrique estival. La moyenne annuelle des températures minimales varie entre 7 et 8,5°C. La moyenne annuelle des températures maximales varie entre 17 et 18,5°C. Les précipitations annuelles sont comprises entre 750 et 800 mm/an.

Les « Marais Communaux »

Les « marais communaux » sont des prairies humides soumises traditionnellement à un pâturage extensif mixte par des chevaux et des bovins. La saison de pâturage s'étend d'avril à décembre chaque année. Les troupeaux sont constitués d'animaux appartenant à différents éleveurs qui paient une taxe à la commune.

Ces espaces qui présentent une forte valeur patrimoniale sont classés dans les habitats d'intérêt communautaire sous la directive européenne « Habitat EC 1992 ». Leur superficie a connu une nette régression au cours du XX^{ième} siècle en raison de l'extension de zones dévolues à la culture céréalière et de travaux de drainage qui ont asséché ces prairies humides. Au début du XX^{ième} siècle, 46 communaux occupaient une superficie de 4300 ha. Il reste actuellement 15 marais communaux couvrant une superficie totale de 1700 ha.

Afin de préserver les communaux, un programme de « sauvegarde des prairies naturelles humides par la rationalisation du pâturage collectif » a été instauré en 1989 en partenariat avec le Parc Interrégional du Marais Poitevin, le WWF et la LPO. Dans le cadre de

ce programme, des conventions de gestion ont été signées avec plusieurs communes pour maintenir un pâturage collectif mixte bovin/équin, le Parc Interrégional assurant une aide directe comme le contrôle et le suivi sanitaire du bétail. De plus, depuis 1989, un programme partenarial d'études interdisciplinaires associant des organismes de recherche et des laboratoires universitaires a été mis en place pour conduire des études sur différentes problématiques écologiques, environnementales et agronomiques associées à ces systèmes.

Modèle biologique

Gradient topographique et conditions hydriques associées

Ces prairies sont caractérisées par un micro relief composé de **dépressions** et **replats** séparés par des **pent**es **intermédiaires** et qui se répète de nombreuses fois à l'échelle de la prairie. Ce gradient topographique hérité des anciennes vasières présente un dénivelé qui varie entre 30 et 70 cm. Les replats et les dépressions occupent des superficies supérieures à celle des pentes. La longueur des pentes, dont la déclivité est comprise entre 2% et 10%, varie de quelques mètres à quelques dizaines de mètres.

Ce gradient contrôle la durée des périodes de submersion et entraîne une hétérogénéité des conditions hydriques. Les dépressions sont généralement inondées de 4 à 6 mois par an entre décembre et mai. Elles sont alors recouvertes par quelques dizaines de centimètres d'eau. La durée de cette période de submersion peut varier en fonction des précipitations, de l'importance des crues ou de la gestion du réseau hydraulique environnant. Les pentes intermédiaires sont soumises à une période de submersion annuelle plus courte, de quelques semaines à quelques mois par an, leur exondation intervenant plus précocement. Contrairement aux dépressions et aux pentes, les replats ne sont que très rarement submergés.

Le sol

Le sol de ces prairies, qui s'est développé sur des alluvions d'origine marine, est caractérisé par une texture très argileuse et présente un caractère hydromorphe marqué. Le profil de ce sol est constitué de trois horizons : (i) un mat racinaire, d'une profondeur de 5 à 10 cm, constitué principalement de matière organique, (ii) un horizon A1 gris sombre-brun, moins organique, entre 10 et 30 cm de profondeur, (iii) un horizon C gris olive, non organique, avec une structure prismatique qui s'atténue avec la profondeur.

Ce sol peut présenter une forte salinité et une forte sodicité. La salinité et la sodicité du sol suivent un patron spatial hétérogène en lien avec les trois niveaux topographiques décrits plus haut. Les dépressions inondables présentent les valeurs de sodicité et de salinité les plus faibles, le sol des pentes intermédiaires est fortement salé et sodique (conductivité électrique: 0,4 mS/cm; Bouzillé & Tournade, 1990), les replats présentent des niveaux intermédiaires de salinité et de sodicité (conductivité électrique : 0,2 mS/cm, Bouzillé & Tournade 1990). Les plus fortes salinité et sodicité constatées au niveau des pentes pourraient s'expliquer par un processus de percolation moins intense qu'au niveau des replats et dépressions, associé à des remontées de sels par capillarité (Bouzillé, 1992; Tournade, 1993; Amiaud *et al.*, 1998).

Les sols associés aux trois niveaux topographiques sont fortement saturés en eau durant l'hiver et le printemps (Teneur pondérale en eau: 60 à 70%; Rossignol, 2006), puis s'assèchent fortement après la période d'inondation (Teneur pondérale en eau: 20 à 40%; Rossignol, 2006).

La végétation : 3 communautés

Les variations topographiques sont associées à une hétérogénéité floristique. Cette hétérogénéité est liée aux différences au niveau du régime hydrique et des salinité et sodicité du sol entre les trois niveaux topographiques (Fig. 1). **Trois communautés végétales** peuvent ainsi être distinguées :

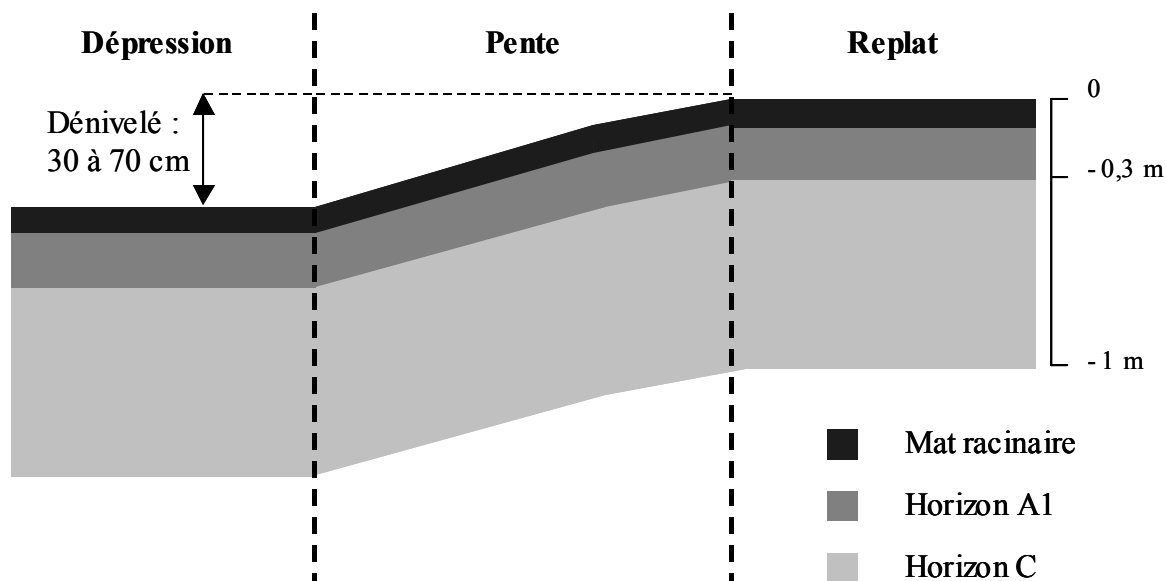
- Les replats sont caractérisés par une **communauté mésophile** dominée par des graminéoïdes comme *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens*, *Hordeum secalinum*, *Vulpia bromoides* et *Carex divisa*. Cette communauté peut être rattachée à l'association végétale *Carici divisae* – *Lolietum perennis* (de Foucault, 1984).

- Les pentes intermédiaires caractérisées par une forte salinité (Amiaud *et al.*, 1998), sont associées à une **communauté méso-hygrophile** dominée par des plantes sub-halophiles comme *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus*, *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa*. L'association caractéristique de ce niveau est l'*Alopecuro bulbosi* – *Juncetum gerardii* (Bouzillé, 1992).

- Les dépressions sont caractérisées par une **communauté hygrophile** dominée par des espèces tolérantes à la submersion comme *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans* et *Eleocharis palustris*. Cette communauté se rattache à l'association *Ranunculo ophioglossifolii* – *Oenanthetum fistulosae* (De Foucault, 1984).

Les variations du niveau de contrainte abiotique associé à la salinité du sol et à la durée des périodes de submersion, n'entraîne de différences importantes de la productivité

Topographie :



Durée annuelle de submersion :

4 à 6 mois

quelques semaines

très rare

Sol :

Non salé
Non sodique

Fortement salé et sodique
(conductivité électrique :
0,4 mS/cm)

moyennement salé et sodique
(conductivité électrique :
0,2 mS/cm)

Végétation :

(espèces dominantes)

**Communauté
hygrophile**

Agrostis stolonifera
Glyceria fluitans
Eleocharis palustris
Oenanthe fistulosae
Trifolium michelianum
Ranunculus ophioglossifolius

**Communauté
mésophygrophile**

Juncus gerardi
Alopecurus bulbosus
Hordeum marinum
Parapholis strigosa
Spergularia marina
Plantago coronopus

**Communauté
mésophile**

Cynosurus cristatus
Lolium perenne
Hordeum secalinum
Vulpia bromoides
Elymus repens
Carex divisa

Figure 1 : Schéma illustrant les liens entre les variations de la topographie, de la durée annuelle de submersion, de la salinité et de la sodicité du sol, et de la composition floristique de la végétation (d'après Bouzillé, 1992; Tournade, 1993).

primaire de la végétation d'un niveau topographique à l'autre. Les trois niveaux topographiques sont caractérisés par une productivité forte pour des prairies. Le pic de biomasse associé à chacun des trois niveaux est proche de 900g de matière sèche/m² (en absence de pâturage).

Pour répondre aux problématiques des deux premiers chapitres de ce manuscrit, les trois communautés ont été considérées. Les communautés mésophile et méso-hygrophile ont été utilisées comme modèle biologique pour répondre aux questions posées dans les chapitres 3 et 4. Seule la communauté mésophile a été considérée pour répondre aux questions posées dans le chapitre 5.

Dispositif expérimental

L'ensemble des études de terrains présentées dans ce manuscrit ont été réalisées au sein du communal des Magnils-Reigniers (46°28'N; 1°13'W). Ce communal situé à Proximité de la commune de Luçon (Vendée) est constitué de 232 ha de prairies. Le chargement moyen en bétail varie entre 1.3 et 1.6 UGB/ha (Unité Grand Bétail). Son altitude varie entre 2 m et 3 m au dessus du niveau de la mer.

Depuis 1995, un dispositif expérimental (Fig. 2) permettant de contrôler le chargement et la nature des herbivores a été mis en place dans la prairie communale des Magnils-Reigniers en partenariat avec le Parc Interrégional du Marais Poitevin et avec l'accord de la commune des Magnils-Reigniers et des usagers de ce communal (association des Aubrets). Ce dispositif a déjà été le support de plusieurs travaux de thèse au sein de l'UMR-CNRS « Ecobio » de l'université de Rennes 1 (Amiaud, 1998; Loucougaray, 2003; Rossignol, 2006; Benot, 2010). L'objectif de ce dispositif de 20 hectares est d'étudier l'impact de différentes modalités de pâturage sur la structure et la dynamique de la végétation. Il est constitué de 10 enclos de 1 à 2 hectares pâturés par des bovins ou des chevaux à différents chargements et de deux exclos (Fig. 2). Les trois communautés végétales y sont représentées dans les mêmes proportions : la communauté mésophile occupe 45% de la surface, la communauté hygrophile 40% et la communauté méso-hygrophile 15%. Les bovins sont des génisses de la race charolaise et les chevaux des juments de la race mulassière.

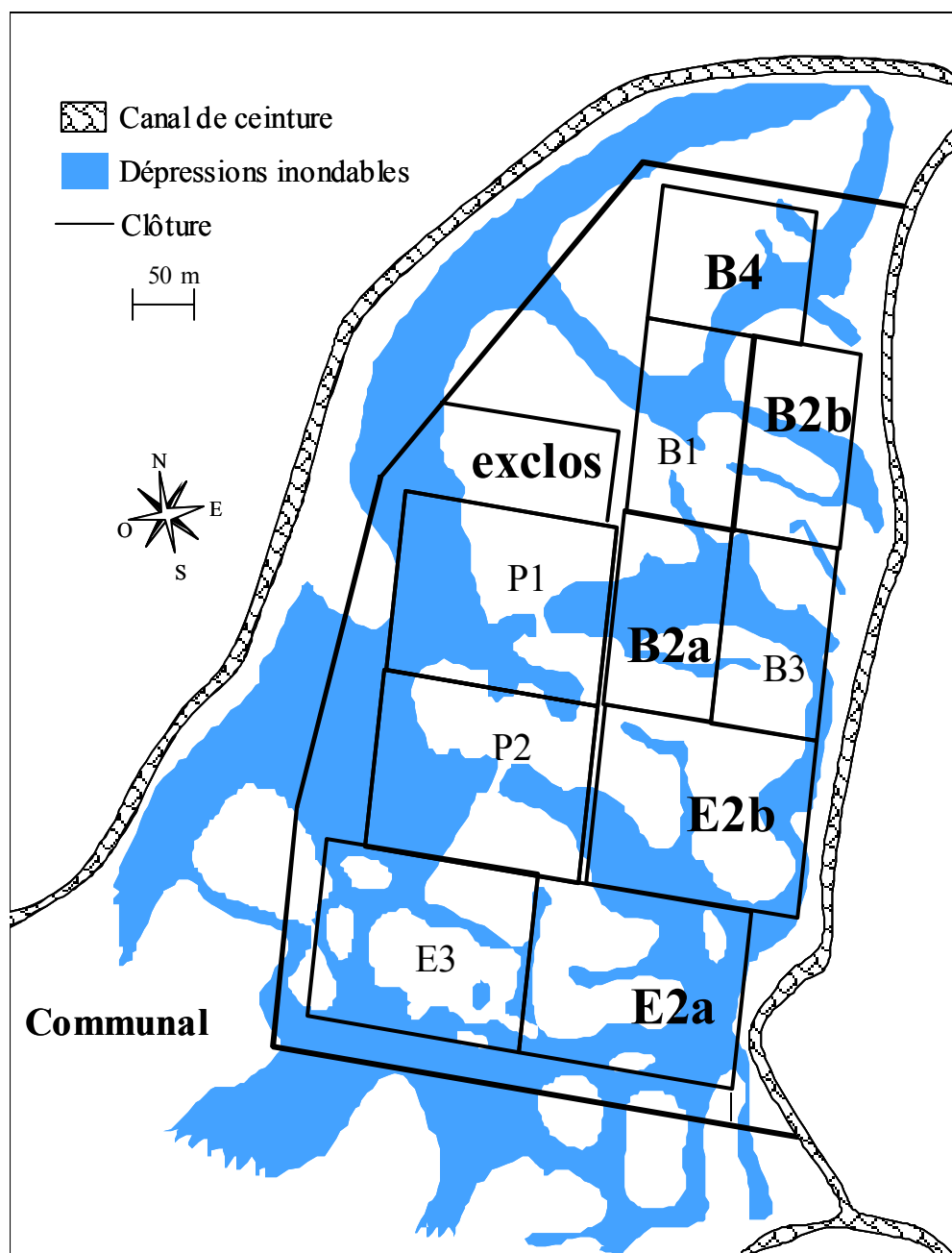


Figure 2 : Plan du dispositif expérimental. B1 à B4: enclos pâturés par des bovins; E2 et E3: enclos pâturés par des chevaux; P1 et P2: enclos pluri-spécifiques bovins/chevaux. Les parcelles utilisées au cours des différentes études présentées dans ce manuscrit sont indiquées en gras.

Pour les différentes études présentées dans ce manuscrit, sept parcelles ont été considérées : deux enclos d'un hectare pâturés par deux bovins (Enclos B2a et B2b; Fig. 2), deux enclos de deux hectares pâturés par deux chevaux (Enclos E2a et E2b; Fig. 2) et deux exclos non pâturés depuis la mise en place du dispositif (chapitre 1 à 5), et un enclos de un hectare pâturé par 4 bovins (Enclos B4; Fig. 2).

Le chargement attribué à chacune de ces parcelles chaque année est approximativement le même depuis 1995. Des mesures réalisées entre 1995 et 1998 ont évalué ce chargement à 852 kg PV/ha pour les enclos pâturés par deux bovins (Enclos B2a et B2b; Fig. 2) et 675 kg PV/ha pour les enclos pâturés par deux chevaux (Enclos E2a et E2; Fig. 2). Le taux moyen de prélèvement de biomasse présente le même ordre de grandeur pour ces deux traitements : 14 kg MS/ha/j pour les enclos bovin et 16 Kg MS/ha/j pour les enclos équin (Ménard, 1999).

CHAPITRE 1 :

**How much does grazing-induced heterogeneity
impact plant diversity in wet grasslands?**

Abstract

The positive impact of grazing herbivores on plant diversity has been frequently reported in fertile grasslands. Grazing-induced heterogeneity is often evoked as an explanation for this influence. However, the relative importance of plant community heterogeneity induced by herbivores compared to other mechanisms linked to grazing remains unclear. This question was investigated here considering three plant communities found in wet grasslands situated along the French Atlantic coast, and traditionally grazed by horses and cattle. An experimental design set up since 1995 allowed us to compare the consequences of cattle-grazing, horse-grazing and grazing abandonment on plant community diversity and heterogeneity. Floristic measurements realized in 2007 showed that cattle and horses both had a positive impact on species richness and Shannon diversity index, and that patchiness only occurred in grazed situations. The relative importance of grazing-induced patchiness within the overall positive effect of grazing on plant diversity was assessed by partitioning the diversity gain due to grazing into its additive within- and among-patch components. Grazing-induced patchiness entirely explained the increase in plant richness, whereas it accounted for only a small part of Shannon diversity. Grazing-related processes operating at the patch scale explained the main part of the increase in Shannon diversity. These processes have a limited contribution to species recruitment but result in a more even species abundance distribution.

Résumé

L'impact positif du pâturage sur la diversité floristique des prairies fertiles a souvent été rapporté et la création d'hétérogénéité dans la végétation par les herbivores évoquée pour expliquer cet impact. Néanmoins, l'importance relative de la création d'hétérogénéité dans les communautés végétales par rapport à d'autres mécanismes liés au pâturage reste mal connue. Cette question a été traitée ici pour trois communautés rencontrées dans des prairies humides situées le long de la côte atlantique de la France et traditionnellement pâturées par des bovins et des chevaux. Un dispositif expérimental, en place depuis 1995, a permis de comparer les conséquences du pâturage par des chevaux, par des bovins et de l'abandon du pâturage sur l'hétérogénéité et la diversité des communautés végétales. Des relevés floristiques réalisés en 2007 ont montré que les bovins comme les chevaux ont un impact positif sur la richesse spécifique et l'indice de diversité de Shannon, et qu'une hétérogénéité de la végétation, sous la forme d'une mosaïque de types de patch, est uniquement notée en situations pâturées. L'importance relative de l'hétérogénéité induite par le pâturage dans son effet total sur la diversité a été évaluée en décomposant de manière additive le gain de diversité lié au pâturage en ces composants intra et inter-patches. L'hétérogénéité générée par le pâturage explique la totalité de l'augmentation de richesse spécifique alors qu'elle explique une faible part de l'augmentation de la diversité de Shannon. Une part importante de l'impact positif du pâturage sur la diversité de Shannon s'explique par des mécanismes intervenant au niveau du patch. Ces mécanismes contribuent peu au recrutement d'espèces mais induisent une distribution plus équitable des abondances entre espèces.

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue *Ecoscience* (Marion *et al.*, 2010).

How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands?

Introduction

Theoretical and empirical studies have underlined the importance of disturbances to promote and maintain diversity in communities (Hutchinson, 1953; Levin & Paine, 1974; Connell, 1978; Barradas & Cohen, 1994; Wilson, 1994; Questad & Foster, 2008). Disturbances cause a reduction in biomass (Grime, 1979) and changes in resource availability (Pickett & White, 1985) and can subsequently lead to a shift in community composition and structure. Spatial heterogeneity in the occurrence of disturbances is often advocated as an explanation for their positive impact on species diversity (Levin & Paine, 1974; Wilson, 1994; Olofsson *et al.*, 2008). It generally leads to a mosaic of patches, differing by their species compositions which promotes species diversity at the community level (Levin & Paine, 1974; Wilson, 1994). Both within- and among-patch mechanisms can explain the impact of disturbances on community diversity (Collins & Glenn, 1997; Roxburgh *et al.*, 2004), although their relative importance remains unclear. Assessing the processes by which disturbances impact diversity in plant assemblages therefore requires distinguishing between (i) the impact of disturbances at local scale, i.e. within “patches” and (ii) the impact of disturbances on spatial heterogeneity, i.e. the extent to which the various patches differ in terms of species composition.

Grazing animals constitute one of the most widespread disturbance agents in the agro-ecosystems. Grazing by large herbivores has repeatedly been reported to promote species diversity, especially in productive systems experiencing low to intermediate grazing intensity (Collins *et al.*, 1998; Bakker, 1998; Olff & Ritchie, 1998; Proulx & Mazumder, 1998; Pavlů *et al.*, 2007; Cingolani *et al.*, 2005; Bakker *et al.*, 2006; Klimek *et al.*, 2007). Herbivore impacts on plant community structure result mainly from biomass removal, trampling (Turner, 1987; Clary, 1995) and nitrogen input via urine and faeces deposition (Steinauer & Collins, 1995; Day & Detling, 1990). Grazing intensity is generally reported to vary in space as grazers forage in a non random way, due to selective dietary choice (WallisDeVries *et al.*, 1999). Heterogeneous grazing pattern can lead to spatial heterogeneity of light availability, soil nutrient availability, vegetation biomass or competitive interactions (Augustine & Frank,

2001; Bakker *et al.*, 2003) and can then give rise to vegetation patchiness (Cid & Brizuela, 1998; Posse *et al.*, 2000; Adler *et al.*, 2001; Correll *et al.* 2003). At the community scale, spatial variability of ecological conditions due to grazing is expected to promote plant diversity. At the within-patch scale, low grazing intensity can promote plant diversity by reducing the intensity of competition for light (Collins *et al.*, 1998; Grace & Jutila, 1999) and by opening colonization windows due to gap creation (Watt & Gibson, 1988; Bullock *et al.*, 1994) while heavy grazing intensity can lead to the exclusion of the species intolerant to grazing. At the within-patch scale, relationship between plant diversity and grazing intensity is thus expected to fit with a hump-shaped model in accord with the “intermediate disturbance hypothesis” (Connell, 1978).

Different grazer species can lead to contrasting plant community composition, diversity and heterogeneity (Grant *et al.*, 1996; Rook *et al.*, 2004; Bakker *et al.*, 2006; Sebastià *et al.*, 2008). Among large grazers, impact by cattle and sheep on plant communities have been extensively studied and compared (Grant *et al.*, 1996; Cid & Brizuela, 1998; Posse *et al.*, 2000; Sebastià *et al.*, 2008). By contrast, comparison between horses and other grazers remains scarce (but see Ménard *et al.*, 2002). Horses and cattle dietary choices largely overlap (Ménard *et al.*, 2002) but differences in their digestive systems (hindgut versus ruminant) and in their buccal and dental morphology can lead to different foraging behaviours (Rook *et al.*, 2004). Horse and cattle grazing are thus expected to lead to contrasting effect on plant community diversity and heterogeneity. For instance, unlike cattle, horses tend to avoid secondary metabolites rich dicotyledons (Krysl *et al.*, 1984; Ménard *et al.*, 2002) and are able to graze closer to the soil (Rook *et al.*, 2004). Together, horses avoid to graze on areas devoted to faeces deposition (Odberg & Francis-Smith, 1976; Edwards & Hollis, 1982), a pattern not reported for cattle. As horses tend to both create very short sward areas and avoid some vegetation areas, they are expected to produce a larger range of effects on vegetation than cattle. Their impact on plant diversity is in particular expected to rely more largely on grazing induced-patchiness than cattle impact.

Meaningful management for environmental purposes requires identifying how management actions relate to plant community diversity. In this respect, assessing the respective importance of within-patch versus among-patch processes in the impact of grazing on plant diversity can lead to a better understanding of the link between management actions and diversity targets. Some authors have already quantified the contribution of heterogeneity towards community diversity or species richness in different systems and at different scales (Wagner *et al.*, 2000; Gering *et al.*, 2003; Klimek *et al.*, 2008; Ribeiro *et al.*, 2008; de Bello *et*

al., 2009). However, to the best of our knowledge, no paper have directly addressed the question regarding the impact of grazing-induced heterogeneity on plant community diversity (but see Alados *et al.*, 2004; Glenn *et al.*, 1992; Sebastià *et al.*, 2008). The objective of the present study consisted in quantitatively evaluating the relative importance of grazing-induced heterogeneity within the overall effect of grazing on plant diversity, with consideration to the respective patterns produced by horses versus cattle. Plant diversity were therefore measured (i) at the community scale and (ii) at the scale of homogeneous vegetation zone (i.e. patch type) within community. The importance of spatial heterogeneity for plant community diversity was assessed by considering differences in diversity at the patch and at the community scale (β or among-patch diversity; Lande, 1996). The effect of grazing on plant community heterogeneity and floristic diversity was evaluated by comparing grazed enclosures with 13 years-long ungrazed exclosures.

The following expectations were tested : (1) grazing increases community heterogeneity and species diversity ; (2) increased heterogeneity with grazing relates to spatially heterogeneous consumption pressure by herbivores ; (3) at the patch scale, the relationship between plant diversity and grazing intensity follows a hump-shaped pattern ; (4) the positive impact of grazing on plant community diversity results mainly from its effect on the heterogeneity of the vegetation ; (5) horses impact on the vegetation diversity rely more largely on grazing induced-heterogeneity than cattle impact.

This study was conducted considering three different grassland communities in an old embanked wet grassland system. Grazing was hypothesized to lead to close patterns of vegetation heterogeneity and diversity for all three communities as they are similar according to their productivity and grazing history (Milchunas & Lauenroth, 1993; Milchunas *et al.*, 1998; Cingolani *et al.*, 2005).

Material and methods

1. Study site

This study was conducted on a grazed wet grassland situated in the Marais Poitevin on the French Atlantic coast. This natural grassland was reclaimed from salt-marshes in the 10th century and has since then been used for extensive continuous grazing by horses and cattle, every year from April to December, without other management. The climate is a mild Atlantic type and the soil is characterized by a very clayey texture and a markedly hydromorphic

character (Amiaud *et al.*, 1998). The grassland is characterized by topographical variations, with a maximal elevation range of 70 cm, and three plant communities spread along the elevation gradient : The upper flats support a mesophilous (M) plant community dominated by grasses and sedges such as *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens* and *Carex divisa*. The depressions, flooded from winter to early spring, support a hygrophilous (H) plant community with flood-tolerant species such as *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans* and *Eleocharis palustris*. The intermediate slopes have a meso-hygrophilous (Mh) plant community and are characterized by high soil salinity and sub-halophytic species such as *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus* and *Parapholis strigosa* (Amiaud *et al.*, 1998; Bonis *et al.*, 2005). The grassland is considered as productive with a peak biomass in June approximating 900 g/m² for every three communities.

2. In situ experimental design

This study was conducted on the natural grassland of Magnils-Reigniers (250 ha; 46°28'N; 1°13'W), where an experimental grazing design has been set up since 1995 to investigate the consequences of different grazing scenarios on plant communities (Rossignol *et al.*, 2006). The design is constituted by paddocks randomly assigned to various grazing treatments with the three plant communities (M, Mh, H) present in similar proportions in each paddock (approximately 45%, 15% and 40%, respectively).

In this study, 6 experimental paddocks were considered : two paddocks (1 ha each) grazed by 2 cattle, 2 paddocks (2 ha each) grazed by 2 horses and 2 exclosures (1 ha each) ungrazed since 1995. The cattle were Charolais heifers and horses were mares of the local “Mulassière” breed. Every grazed paddocks were grazed from April to December, continuously. Stocking rate has been equivalent every year since 1995 and, in 2007, was 852 kg LW/ha for the cattle-grazed enclosures and 675 kg LW/ha for the horse-grazed enclosures. The vegetation intake was of the same order of magnitude for cattle and horse grazing treatments with 14 kg DM/ha/day and 16 kg DM/ha/day respectively (Ménard, 1999).

3. Floristic dataset and community patchiness

A total of 450 relevés was carried out in June 2007 at the peak standing crop, i.e. twenty five floristic relevés for all three communities in each of the six paddocks. Floristic measurements were conducted in 25 x 25cm quadrats located at random within each three plant communities. In each quadrat, all the vascular plant species were identified and their relative contribution to the total horizontal cover (scaled to 100%) was estimated visually.

Detrended correspondence analysis (DCA) were run, without any transformation of the floristic data, to investigate the patchiness occurring in the three communities for each grazing situation. A patch type was defined as a group of relevés which was distinguished from the other groups in the DCA. Additional relevés were thereafter made for each patch type distinguished in order to have 25 relevés per patch type for each paddock (for a total of 800 relevés).

For each of the 6 paddocks, the mosaic of patch types was mapped with a precision of 1 meter after gridding the entire paddock. Borders for each patch type were distinguished visually. The area occupied by each patch type was then calculated.

4. Grazing intensity

Grazing intensity was measured for each patch type in the horse-grazed and cattle-grazed enclosures. It was defined as the ratio between the biomass consumed by herbivores and the biomass available. Available biomass is defined as the sum of the biomass at the beginning of the grazing season and the aboveground net primary production (ANPP). ANPP and biomass consumption were estimated by the moveable exclosure method (McNaughton, 1985; Frank, 2007). ANPP was calculated as the sum of increments in above-ground biomass sampled every 15 days from mid-April (start of the grazing season) to the end of June (peak standing crop). To account for the vegetation biomass grazed, biomass was sampled inside exclosures (one 10 m²-large exclosure per patch type) that were moved to new locations corresponding to the same patch type at the end of every 15-days period. Plant biomass both inside and outside the moveable exclosures was sampled within four randomly located 25 x 25 cm² quadrats dried out at 65°C for 48 h and then weighed. Herbivore consumption was assessed by summing the differences in vegetation biomass sampled inside and outside the moveable exclosures for each 15 days period.

5. Diversity indexes

Two diversity indexes, species richness and the Shannon diversity index (H), with $H = -\sum p_i \cdot \ln(p_i)$ where p_i is relative to the abundance of species i , were calculated for each patch type and for each community in the six experimental paddocks. At the patch-type scale, the abundance of each species was calculated as its mean cover in the 25 quadrats. At the community scale, the abundance of each species was calculated as its mean cover in the various patch types weighted by each patch type cover.

The Shannon diversity index is sensitive to both species richness and evenness. It is less

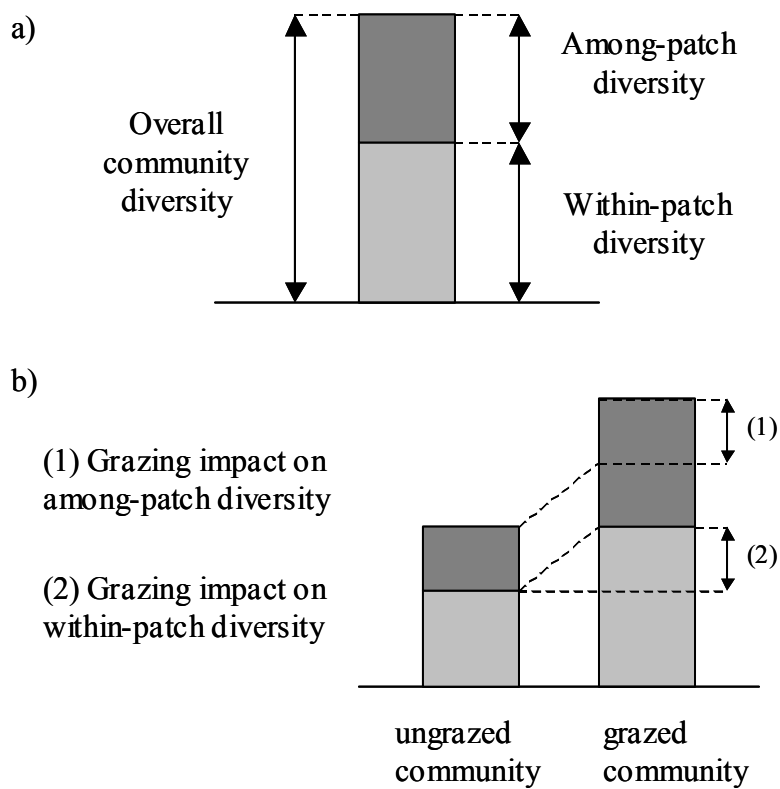


Figure 1 : Illustration of (a) the additive partitioning of community diversity into within and among-patch components and (b) the additive partitioning of the impact of grazing on community diversity into within and among-patch components.

sensitive to change in rare species richness than species richness. Therefore, the comparison of the impact of grazing on the Shannon diversity and species richness allows to evaluate how grazing impacts different aspects of community structure.

6. Additive partitioning of plant diversity

In order to evaluate the relative contribution of patchiness to community diversity, we applied additive partitioning to plant species richness and Shannon diversity as proposed by Lande (1996). Overall community species richness and Shannon diversity (or γ diversity) were partitioned into their additive within-patch (or α diversity) and among-patch (or β diversity) components (Fig. 1a). By contrast with the multiplicative model proposed by Whittaker (1960; 1972), the additive partitioning of diversity allows to compare directly within-patch and among-patch diversity as they are expressed in a common unit (Veech *et al.*, 2002). Within-patch diversity corresponds to the mean diversity of the different patch types weighted by their relative covers. Among-patch diversity corresponds to the difference between overall community diversity and within-patch diversity. Among-patch diversity evaluates the contribution of patchiness to overall community diversity.

The impact of grazing on diversity, evaluated by the difference between grazed enclosures diversity and ungrazed exclosures diversity, was also partitioned into their impact on within-patch and among-patch diversity (Fig. 1b).

7. Statistical analyses

Vegetation patchiness was examined by detrended correspondence analysis (Hill & Gauch, 1980). The effects of grazing treatment (cattle-grazing, horse-grazing, exclosure) on diversity measurements (among, within or overall diversity) were tested using ANOVA for each community, with two paddocks as replicates per treatment. The differences in grazing intensity (dependent variable) between patch types (independent variable) were tested by ANOVA for each community. When differences were significant, a post hoc Fisher's test was run. Relationships between diversity and grazing intensity at patch scale was assessed by testing the significativity of linear and quadratic regression models. When both regression models were significant, extra sum-of-squares F tests were performed to determine whether one of the models better fitted the dataset (Motulsky & Christopoulos, 2004). Detrended components analysis were performed using the CANOCO software (Canoco 4.0, Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA). MINITAB software (Minitab 15, Minitab Inc., State College, PA, USA) was used for the other analyses.

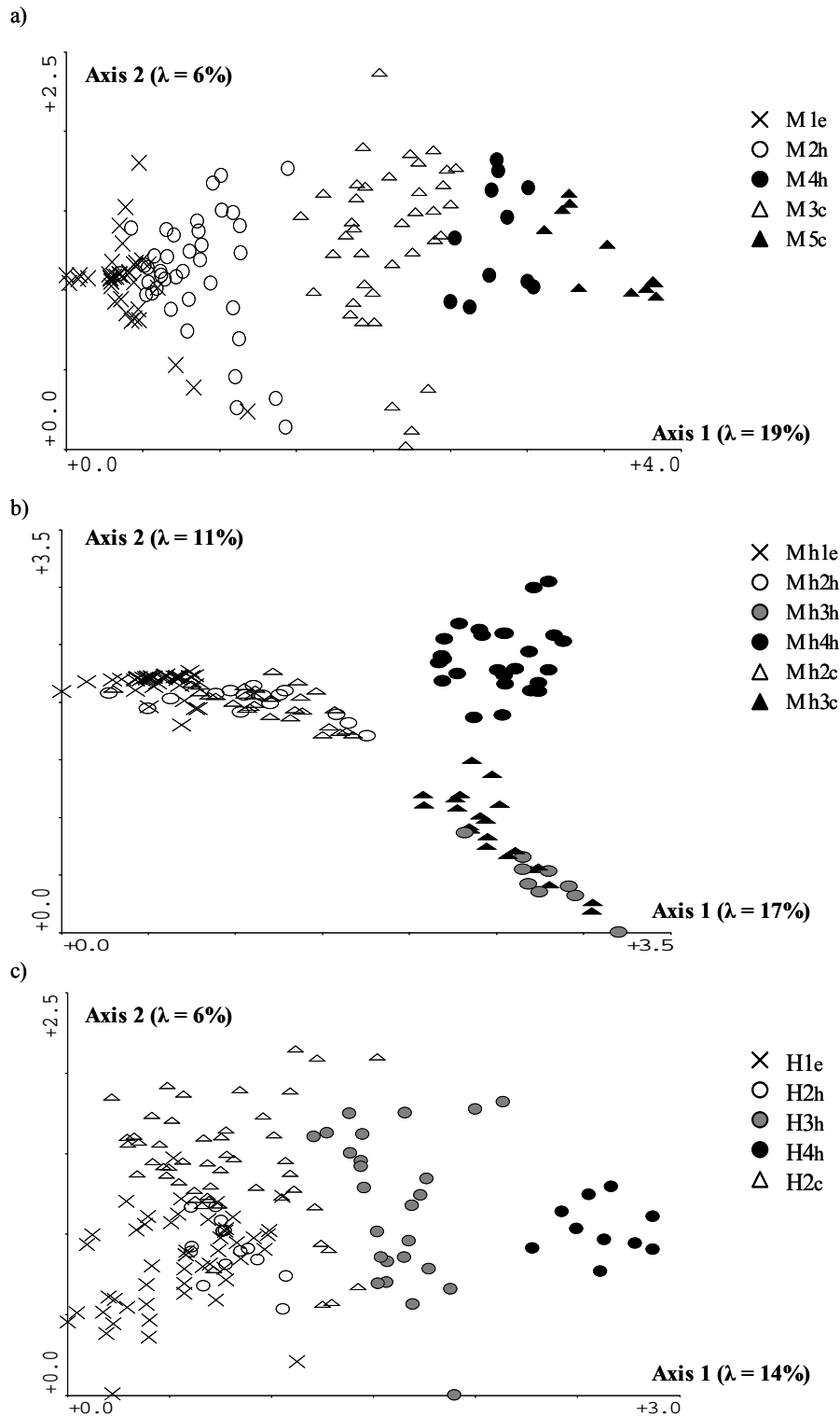


Figure 2 : DCA ordination of the relevés from the exclosures (crosses), the horse-grazed enclosures (circles) and the cattle-grazed enclosures (triangles) for the mesophilous (a), the meso-hygrophilous (b) and the hygrophilous (c) communities. Percentages of the inertia explained by the first two axes are indicated in brackets. Identified patch types are named from the community they belong to (M, Mh or H), an identification number assigned by ascending order of grazing intensity, and the grazing treatment (h: horse grazing; c: cattle grazing; e: exclosure).

Results

1. Grazing-related patchiness

Detrended correspondence analysis distinguished various patch types on the basis of their species compositions and relative abundances in each of the three communities (Fig. 2; Appendix I). For the three plant communities, ungrazed vegetation in the enclosure was homogeneous with only one patch type identified. By contrast, grazing led to vegetation heterogeneity in both the cattle-grazed and horse-grazed enclosures where several patch types were recorded, except in the hygrophilous community grazed by cattle. Vegetation heterogeneity consisted of a mosaic of patch types which occurred at various locations within the enclosures. Areas occupied by the patches varied from a few square metres to several tens of square metres. Some patch types occurred with both cattle and horse grazing, while others were herbivore-specific. For all three communities, significant differences in grazing intensity occurred between the patch types (ANOVA, M: $F_{3,12}=2.95$, $p<0.05$; Mh: $F_{4,15}=5.92$, $p<0.01$; H: $F_{3,12}=4.01$, $p<0.05$; Table 1).

In the mesophilous community, both horse-grazing and cattle-grazing led to the occurrence of two patch types that differed in terms of vegetation structure (Fig. 2a; Appendix I). With horse grazing, the least intensively grazed patch type (M2h) was dominated by *Elymus repens* (54%), while the heaviest grazed patch type (M4h) was co-dominated by *Lolium perenne*, *Hordeum secalinum* and *Agrostis stolonifera*. With cattle grazing, the lowest grazed patch type (M3c) was co-dominated by *Elymus repens*, *Vulpia bromoides*, *Hordeum secalinum* and *Cynosurus cristatus*, whereas the most intensively grazed patch (M5c) was strongly dominated by *Lolium perenne* (44%). In the ungrazed enclosure, the only patch type recorded (M1e) was strongly dominated by *Elymus repens* which occupied 80% of the cover.

In the meso-hygrophilous community, two patch types were common to horse and cattle-grazing. The least grazed (Mh2h/c) showed dominance by *Juncus gerardi* (36-38%) with a noticeable abundance of *Hordeum secalinum*, *Trifolium resupinatum*, *Parapholis strigosa* and *Trifolium squamosum*. The second patch type (Mh3h/c), more heavily grazed, was strongly dominated by *Hordeum marinum* (44-50%). A third patch type (Mh4h) occurred with horse-grazing, subjected to the heaviest grazing intensity, and showed a high abundance of *Plantago coronopus* (34%). In the ungrazed enclosure, the only patch type recorded (Mh1e) was dominated, up to 85%, by *Juncus gerardi*.

In the hygrophilous community, three patch types occurred with horse-grazing (Fig. 2c; Appendix I) : the least grazed patch type (H2h) was dominated by *Agrostis stolonifera* (73%),

Table 1 : Mean grazing intensity (percent of the available biomass which is consumed) +/- SE and dominant or characteristic species for each patch type in the three communities (M: mesophilous, Mh: meso-hygrophilous, H: hygrophilous). For each community, the same letter indicates no significant difference between patch types (post hoc Fisher's test).

Community	Patch type	Herbivores	Dominant/characteristic species	Grazing intensity
M	M1e	-	<i>Elymus repens</i>	0
M	M2h	Horses	<i>Elymus repens</i>	64.9 +/- 4.9 % (a)
M	M3c	Cattle	<i>Elymus repens</i> , <i>Vulpia bromoides</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Cynosurus cristatus</i>	68.9 +/-12.7 % (ab)
M	M5c	Cattle	<i>Lolium perenne</i>	86.8 +/- 8.7 % (b)
M	M4h	Horses	<i>Lolium perenne</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Agrostis stolonifera</i>	88.2 +/- 0.5 % (b)
Mh	Mh1e	-	<i>Juncus gerardi</i>	0
Mh	Mh2c	Cattle	<i>Juncus gerardi</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Trifolium resupinatum</i> , <i>Parapholis strigosa</i> , <i>Trifolium squamosum</i>	63.4 +/- 2.8 % (a)
Mh	Mh2h	Horses	<i>Juncus gerardi</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Trifolium resupinatum</i> , <i>Parapholis strigosa</i> , <i>Trifolium squamosum</i>	66.5 +/- 3.0 % (a)
Mh	Mh3h	Horses	<i>Hordeum marinum</i>	79.1 +/- 6.0 % (b)
Mh	Mh3c	Cattle	<i>Hordeum marinum</i>	80.3 +/- 8.7 % (b)
Mh	Mh4h	Horses	<i>Plantago coronopus</i>	84.7 +/- 4.6 % (b)
H	H1e	-	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Ranunculus repens</i>	0
H	H2h	Horses	<i>Agrostis stolonifera</i>	55.1 +/- 4.2 % (a)
H	H3h	Horses	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Trifolium fragiferum</i>	63.6 +/- 5.4 % (ab)
H	H2c	Cattle	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Eleocharis palustris</i>	72.9 +/- 1.6 % (b)
H	H4h	Horses	<i>Trifolium fragiferum</i>	73.8 +/- 7.4 % (b)

the heaviest grazed (H4h) was dominated by *Trifolium fragiferum* (32%) and an intermediate intensity grazed patch type (H3h) was characterized by intermediate abundances of *Trifolium fragiferum* (10%) and *Agrostis stolonifera* (30%). With cattle-grazing, only one patch type was recorded (H2c), dominated by *Agrostis stolonifera* (43%) with *Eleocharis palustris* as sub-dominant species. The floristic composition of this patch type was close to that of the patch type H2h although it was subjected to a more intense grazing intensity. In the ungrazed exclosures, the only patch type occurring (H1e) was dominated by *Agrostis stolonifera*, with *Eleocharis palustris* and *Ranunculus repens* as sub-dominant species.

2. Diversity pattern along the grazing intensity gradient

In the mesophilous and in the meso-hygrophilous communities, the variation of Shannon diversity with grazing intensity was significantly fitted by both a quadratic (M: $p < 0.01$, $R^2 = 0.74$, $n = 8$; Mh: $p < 0.05$, $R^2 = 0.74$, $n = 10$) and a linear regression model (M: $p < 0.05$, $R^2 = 0.71$, $n = 8$; Mh, $p < 0.05$, $R^2 = 0.49$, $n = 10$). For the mesophilous community, the more complex quadratic model didn't fit the data better than the simpler linear model (Fig. 3; $F_{1,8} = 0.79$, $p = 0.39$, ns) and had thus to be rejected. By contrast, for the meso-hygrophilous community, the quadratic model fitted the data significantly better than the linear one (Fig. 3; $F_{1,10} = 9.53$, $p < 0.05$). In the hygrophilous community, no significant relationship was found between grazing intensity and diversity nor between species richness and grazing intensity in any of the three communities.

3. Impact of grazing on additive components of diversity

Species Richness

The overall community species richness was significantly higher with horse-grazing than in the ungrazed exclosure (Fig. 4; ANOVA, M: $F_{2,3} = 11.07$, $p < 0.05$; Mh: $F_{2,3} = 12.41$, $p < 0.05$; H: $F_{2,3} = 43.90$, $p < 0.01$). The same trend was found with cattle-grazing in both the mesophilous and meso-hygrophilous communities, although this trend was not significant (Fig. 4). Among-patch richness represented respectively 24%, 35% and 42% of the overall mesophilous, meso-hygrophilous and hygrophilous community richness with horse grazing and 13% and 26% of mesophilous and meso-hygrophilous community richness with cattle-grazing. For all three communities, the mean within-patch richness did not differ between the ungrazed exclosures and the grazed enclosures (Fig. 4; ANOVA, M: $F_{2,3} = 8.08$, ns; Mh: $F_{2,3} = 5.95$, ns; H: $F_{2,3} = 6.60$, ns). The positive impact of grazing on species richness was

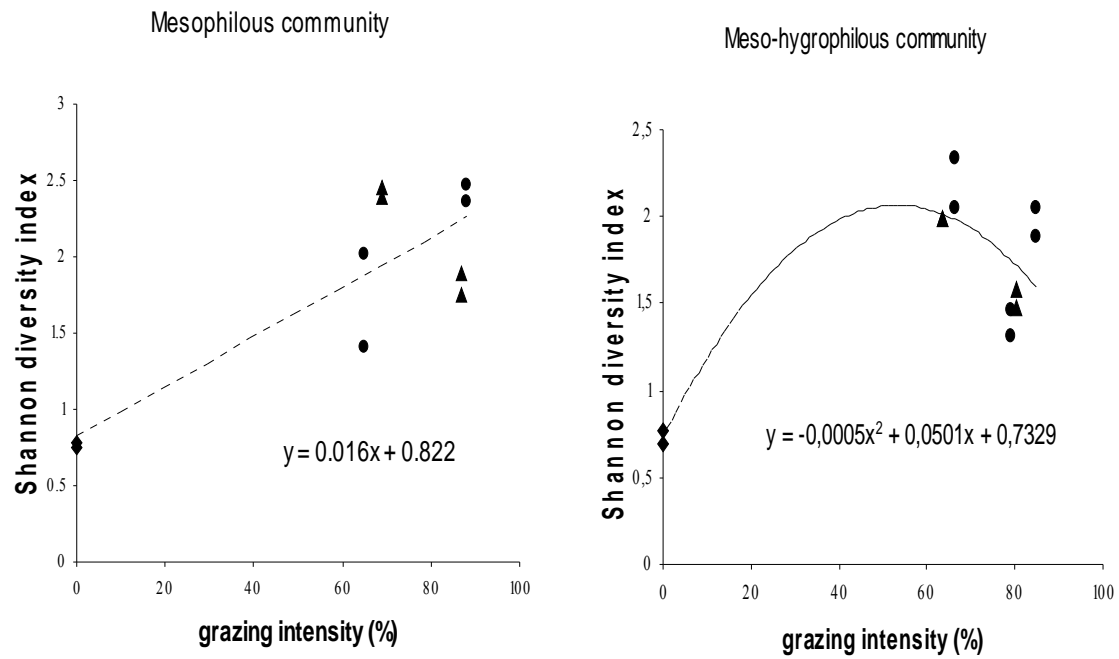


Figure 3 : Change in Shannon diversity at patch scale with grazing intensity in the mesophilous and meso-hygrophilous communities. Dashed lines and equations correspond to the regression models which better fit the data. Circles: horse-grazed patch types; triangles: cattle-grazed patch types; diamond: non-grazed patch types from the exclosures.

therefore only explained by its effect on the among-patch component.

Shannon diversity

Overall community Shannon diversity was higher with horse and cattle-grazing than in the ungrazed enclosure, except for the hygrophilous community when grazed by cattle (Fig. 4; ANOVA, M: $F_{2,3}=55.91$, $p<0.01$; Mh: $F_{2,3}=1189.76$, $p<0.001$; H: $F_{2,3}=12.67$, $p<0.05$). Among-patch Shannon diversity respectively represented 9%, 17% and 15% of the overall mesophilous, meso-hygrophilous and hygrophilous community Shannon diversity with horse grazing and 6% and 15% of the mesophilous and meso-hygrophilous community Shannon diversity with cattle-grazing. For all three communities, the mean within-patch Shannon diversity was higher with both horse and cattle-grazing than in the ungrazed enclosures (Fig. 4; ANOVA, M: $F_{2,3}=33.68$, $p<0.01$; Mh: $F_{2,3}=581.96$, $p<0.001$; H: $F_{2,3}=12.02$, $p<0.05$). The positive impact of horse and cattle-grazing on Shannon diversity in the three communities therefore resulted from both the among-patch diversity component and the increase in the within-patch diversity component. Among-patch Shannon diversity respectively explained 15%, 25% and 60% of the impact of horse-grazing on mesophilous, meso-hygrophilous and hygrophilous community Shannon diversity and 9% and 22% of the impact of cattle-grazing on mesophilous and meso-hygrophilous community Shannon diversity .

Discussion

Grazing and patchiness

In the studied wet grassland, heterogeneity in the vegetation structure was found with both cattle and horse grazing. By contrast, no within-community heterogeneity was recorded for any of the three communities after grazing was prevented for 13 years. Vegetation heterogeneity has already been reported with sheep grazing (Bakker *et al.*, 1984; Posse *et al.*, 2000), cattle grazing (Cid & Brizuela, 1998; Van Den Bos & Bakker, 1990) and horse grazing (Odberg & Francis-Smith, 1977). In the present study, heterogeneity was displayed as a mosaic of patches differing in species composition and relative abundances and not only in vegetation height as shown in most of the above-cited studies.

Measured areas occupied by the patches varies from a few square meters to several tens of square meters. The scale at which grazing-induced heterogeneity occurs can be related

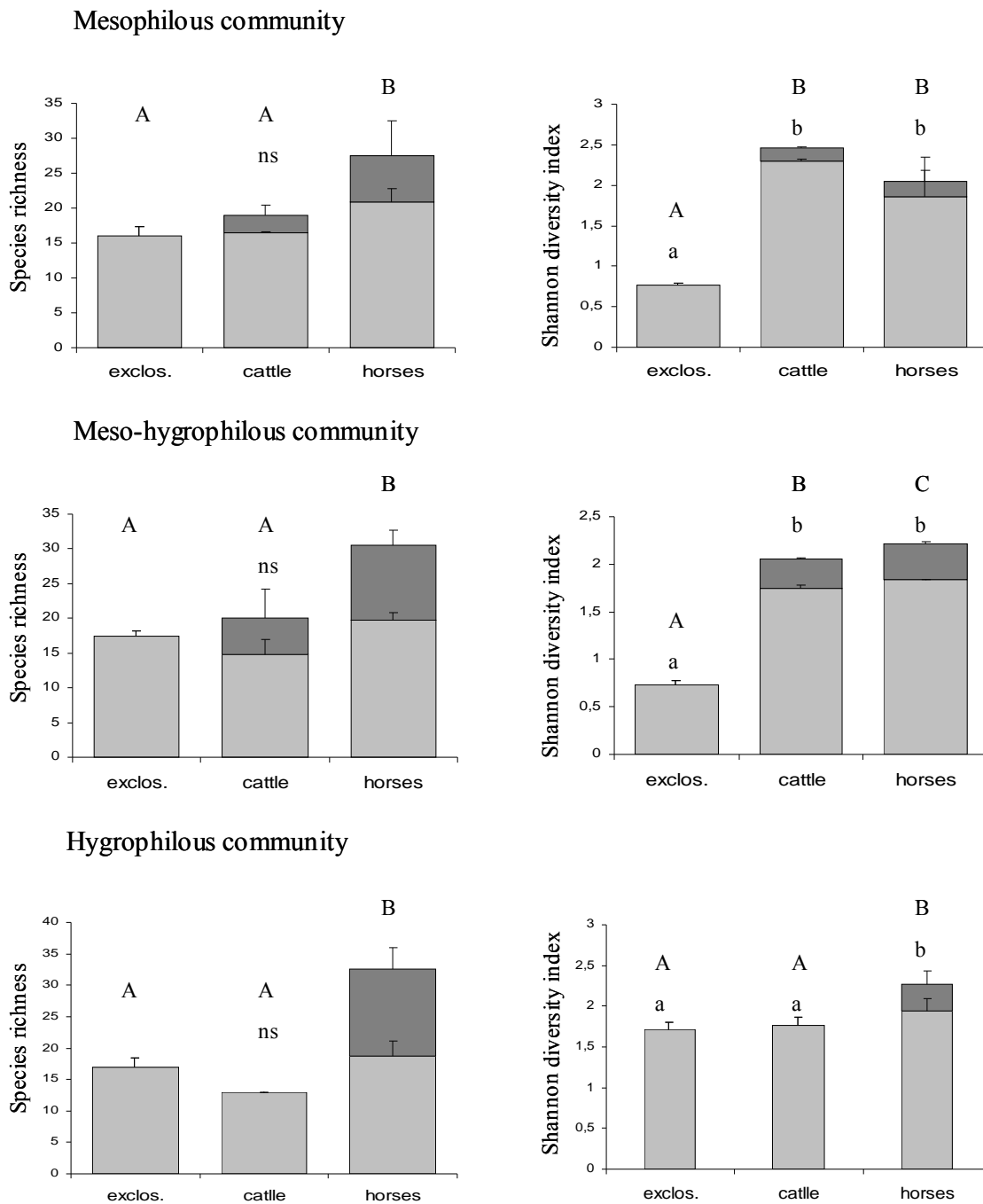


Figure 4 : Mean part of the overall community species richness and diversity explained by their within-patch (light-grey) and among-patch (dark-grey) components for each community. Error bars represent standard errors for within-patch diversity and richness and overall community diversity and richness. At the overall community scale, significant differences occurred between grazing treatments for diversity and species richness. At the within-patch scale, significant differences occurred between grazing treatments for diversity but not for species richness. For mean within-patch (small letters) and overall community (capital letters) diversity and richness, the same letter indicates the absence of significant differences between grazing treatments (post hoc Fisher's test). ns: non significant.

to the scale at which grazers select their diet and depends on their morphological and physiological characteristics (Rook *et al.*, 2004). While small grazers like sheeps create fine-grained heterogeneity in the vegetation due to selective foraging at very fine scale, larger grazers like cattle or horses forage at the patch scale and lead to vegetation patchiness at a larger scale (Sebastià *et al.*, 2008).

Floristic contrasts between patch types was found to mainly relate to the intensity of grazing intensity. The increase in grazing intensity strongly limited the competitive perennial species that dominate the communities in the absence of grazing, i.e. *Elymus repens*, *Juncus gerardi* or *Agrostis stolonifera*. As reported by Bakker (1998), Collins *et al.* (1998) and Amiaud *et al.* (2008), such a decrease in the dominance pattern is propitious to the relaxation of competitive interactions and favours a variety of less competitive but more grazing-tolerant plant species.

Variation in the floristic structure between patch types also depends on the herbivore species. As expected, horses generated a larger range of patch types and thus a higher heterogeneity within plant communities than cattle. Horses can indeed produce both very short lawns, less than 7 cm high due to their narrow mouth with two sets of incisors, and tall latrine zones, poorly grazed. While submitted to similar grazing intensity, species composition could vary depending on the herbivore species. Indeed, horses and cattle could show different selective foraging pattern, with cattle using dicotyledons to a greater extent than horses, probably in reason of their different digestive systems (Krysl *et al.*, 1984; Ménard *et al.*, 2002). This could explain that higher proportion of dicotyledons were recorded in this study with horse-grazing than with cattle grazing. For a similar grazing intensity, trampling pressure (i.e. specific weight per surface unit) is also higher with horses than with cattle. This could have biased patch type composition in favour of trampling-resistant plant species, which is notably suggested by the higher proportion of rosette hemi-cryptophytes observed with horse grazing (*Plantago coronopus*, *Bellis perennis*, *Leontodon taraxacoides*, *Hypochoeris radicata*; Appendix I). A contrast between the two herbivores species also exist in their defecating behaviour. Horses tend to concentrate their faeces where they grazed the least (Odberg & Francis-Smith, 1977; Edwards & Hollis, 1982) while cattle showed more homogeneous defecating pattern. The excreta return patterns could impact vegetation composition. For example, the high local nitrogen input found in horse latrine zones together with low grazing pressure can favoured N-demanding dominant grass species, as actually observed (B. Marion, personal observation).

Patch locations were observed similar between 2000 and 2007, with both cattle and

horse grazing (Loucougaray & Marion, personal observation) and this argues in favour of a repetitive pattern in the vegetation use by grazers throughout the years. Such a “patch grazing” pattern (Adler *et al.*, 2001) could be sustained by a positive feed-back between grazing intensity and vegetation quality. In the studied wet grassland, Fleurance *et al.* (2001) and Rossignol *et al.* (2006) indeed showed that vegetation in heavily grazed patches is characterized by a higher nitrogen content and lower cellulose content than in poorly grazed patch types. The positive impact of grazing on vegetation quality can be explained notably by the elimination of senescent tissues and their replacement by younger ones or by a trade-off between species grazing-tolerance and species palatability (Augustine & McNaughton, 1998).

Grazing intensity and diversity

Grazing intensity varied from 50% to 88% for grazed patch types. While no data were thus available between grazing intensities ranging from 1 to 50%, our results gave support to the hypothesis of a hump-shaped response of Shannon diversity to grazing intensity in the meso-hygrophilous community. In the mesophilous community, Shannon diversity showed a linear response to grazing intensity. In this community, the relatively high fertility of the system studied could explain the absence of decrease in diversity with the highest grazing intensities, as suggested by Proulx & Mazumder (1998). By contrast with Shannon diversity, neither linear nor quadratic relationship was observed between species richness and grazing intensity in any of the three communities. The impact of grazing on diversity at patch scale can thus be related mainly on its impact on species abundance evenness.

Contribution of patchiness to diversity

Patchiness explained a significant part of community richness (13 to 42%) and diversity (6 to 17%). To our knowledge, no study has evaluated the importance of heterogeneity for plant diversity with an equivalent sampling scale to our study, thus precluding making a comparison (but see Wagner *et al.*, 2000 and Klimek *et al.*, 2008). Heterogeneity explained here a higher part of community species richness than Shannon diversity, as reported by Wagner *et al.* (2000) for plant communities and Gering *et al.* (2003) and Ribeiro *et al.* (2008) for animal communities. This could be explained as patchiness yields additional species at the community level but with low abundance. As the Shannon diversity index is less sensitive than species richness to low-abundance species, it is not as affected by heterogeneity as is species richness. De Bello *et al.* (2009) have actually shown that species richness and diversity followed similar patterns when only most abundant species

are considered.

Impact of grazing on diversity : How much does grazing-induced patchiness contribute?

Both horse and cattle-grazing had a positive impact on community species richness and Shannon diversity, which is expected in fertile grasslands (Bakker, 1998; Olff & Ritchie, 1998; Proulx & Mazunder, 1998; Cingolani *et al.*, 2005; Bakker *et al.*, 2006; Klimek *et al.*, 2007). The relative contribution of grazing-induced patchiness and within-patch processes to the increase in the Shannon diversity is equivalent for horses and cattle. However, only horses generate patchiness in the hygrophilous communities and could thus lead to the associated increase in diversity.

Shannon diversity and species richness showed different sensitivities to grazing-induced heterogeneity. Grazing-induced heterogeneity almost entirely explained the increase in species richness, while it explained less than 25% of the increase in Shannon diversity for five out of the six situations. The positive impact of grazing on Shannon diversity was thus mostly related to within-patch processes. The grazing-related processes which occurred independently from patchiness have a limited contribution to species recruitment, but result in a more even species abundance distribution. Such process could consist in the control of competitive species (Collins, 1998; Grace & Jutila, 1999) and in opening windows for increased abundance of less competitive species (Watt & Gibson, 1988; Bullock *et al.*, 1994).

Conclusion

All three plant communities showed similar diversity and heterogeneity patterns in response to grazing despite their different species pools. The impact of grazing on vegetation diversity and heterogeneity is generally assumed to mainly depend on the ecosystem productivity, on the history of grazing (Milchunas & Lauenroth, 1993; Milchunas *et al.*, 1998; Cingolani *et al.*, 2005) and on the vegetation heterogeneity in absence of grazers (Adler *et al.*, 2001). These factors are similar for the three studied plant communities and this could explain the closeness in their response to grazing in terms of heterogeneity and diversity.

Both species richness and Shannon diversity are increased with grazing. Grazing-induced heterogeneity plays a decisive role in species richness increase and the higher heterogeneity generated by horse-grazing leads to a greater impact on species richness than cattle grazing. Shannon diversity increase with grazing is mainly due to grazing impact on the within-patch vegetation scale, with similar impact by horses and cattle.

Grazing represents an important tool for plant biodiversity management. It was

showed in this work that a significant part of its positive impact on plant diversity is related to the vegetation heterogeneity that it induces. This result could be used for designing grazing management, for instance by using herbivores species and stocking rate which optimise vegetation heterogeneity. Different herbivore species could actually have very different impacts on heterogeneity and at different spatial scales. Multi-species grazing could be particularly valuable with the aim of optimising heterogeneity (Ritchie & Olff, 1999). Heterogeneity is also expected to be maximized with a low to intermediate stocking rate, which allows grazers to be more selective in their foraging behaviour. This is probably the main reason behind the frequently reported positive impact of extensive grazing on plant community diversity and richness.

Appendix I : Species mean relative cover (%) in the different patch types identified within each of the three communities (mean of the 25 relevés realized for each patch type). The ‘within community cover’ indicates the relative area occupied by each patch type within each community, calculated from the vegetation mapping for each paddock. Nomenclature: des Abbayes, 1971.

Species	M1e	M3c	M5c	M2h	M4h	Mh1e	Mh2c	Mh3c	Mh2h	Mh3h	Mh4h	H1e	H2c	H2h	H3h	H4h
Within community cover	100%	80%	20%	80%	20%	100%	48%	52%	18%	30%	52%	100%	100%	30%	50%	20%
<i>Lolium perenne</i>		3.02	44.6	0.36	15.6		4.32		3.9		0.16		0.2			1.84
<i>Elymus repens</i>	84.9	15.6	1.26	54.2	8.84	4.88			0.66		0.04	0.12	0	0.3	0.02	
<i>Cynosurus cristatus</i>		11.7	9.08	0.92	8.42		1.26	0.04	2.2		0.4					
<i>Hordeum secalinum</i>		12.7	17.9	2.84	11.2	0.06	13.7	0.04	9.04	0.06	0.38			1.38	0.06	1.12
<i>Agrostis stolonifera</i>	0.34	4.66	7.68	6.34	17.7	0.5	0.66		1.36			47.8	43.6	73.2	30	10.1
<i>Poa trivialis</i>	0.74	3.04	1.22	4.24	0.16	0.72	0.04		0.32					0.14		
<i>Vulpia bromoides</i>		13.3	4.62	3.84	5.96	0.14	0.22	0.14	0.48	0.04	0.2					
<i>Gaudinia fragilis</i>		0.9	0.42	0.3			1		1.44							
<i>Bromus commutatus</i>		7.86	1.46	1.38	3.6	0.5	1.52	3.1	2	0.66	0.42					
<i>Holcus lanatus</i>						0.1										
<i>Poa annua</i>									0.1	0.5	0.02					
<i>Carex divisa</i>	3.2	9.56	2.58	10.8	4.7	2.16	1.54	0.32	0.9	2	0.2		0.54	0.6		
<i>Cardamina hirsuta</i>	0.18															
<i>Cerastium glomeratum</i>	0.14	0.04	0.14	0.26	0.12	0.02										
<i>Cerastium tomentosum</i>	0.04	0.26	0.04	0.12	0.1											
<i>Geranium dissectum</i>	0.3	6.4	1.08	3.68	0.26	2.46	0.12									
<i>Myosotis discolor</i>	1.72	0.6	0	0.92	0.08	0.38										
<i>Ranunculus sardous</i>	3	4.12	1.38	4.9	1.9	0.1			0.46	0.1	0.14	0.5	1.8	0.08	3.36	5.32
<i>Oenanthe silaifolia</i>				0.4	1.14		0.1		0.24							
<i>Sonchus asper</i>	0.4			0.2								0.2	0	0	1.12	3.16
<i>Rumex conglomeratus</i>	1.5			0.92	0.14	1.14			0.04							
<i>Rumex crispus</i>	0.6		0			0.1						0.56	0.1	0.3	0.4	
<i>Cirsium arvense</i>	0.7			0												
<i>Cirsium vulgare</i>	0.6			0.4												
<i>Picris echioides</i>	0.3	0.1		0.1												
<i>Lactuca serriola</i>	0.3															
<i>Trifolium subterraneum</i>			0.06		0.48				0.1							
<i>Trifolium squamosum</i>		6.02	2.48	1.72	8.52		9.26	8.16	4.42	0.56	2.76					0.12
<i>Trifolium resupinatum</i>				0.1	1.48		10.2	2.48	10.2	0.5	3.32				0.5	1.22
<i>Parapholis strigosa</i>					0.84		8.34	19.26	11.5	18.6	12					
<i>Hordeum marinum</i>					0.32			44.26	0.2	50.5	7.88					0.18
<i>Alopecurus bulbosus</i>			1.42		0.08		2.68	1.28	3.16	6.26	2.22					
<i>Juncus gerardi</i>	0.7	0.16	0.38	0.66	2.98	85.3	38.7	15.28	36.6	11.3	17.2	0	0.06	0.04		1.88
<i>Plantago coronopus</i>					0.04			0.9	0.3	0.18	34.2					0.2
<i>Bellis perennis</i>					0.24		0.88		0.54		0.88					0.3
<i>Leontodon taraxacoides</i>					0.18		0.1		0.58		2.8				0.3	4.54
<i>Hypochoeris radicata</i>									0.24							5.18
<i>Spergularia marina</i>										0.72	2.76					
<i>Atriplex hastata</i>						0.02				0.12	0.22					
<i>Bupleurum tenuissimum</i>							0.2		0.92		0.56					0.3
<i>Trifolium ornithopodioides</i>				0.4			1.08	0.04	2.08	0.14	2.36					0.1
<i>Trifolium dubium</i>					0.52		0.6		0.76		0.74					
<i>Epilobium tetragonum</i>	0.24			0.28	0.04	0.22			0.16			0.96		0.4		
<i>Trifolium michelianum</i>			0.06						0.1	0.32		0.3	0.8	0.2	3.56	0.22
<i>Galium aparine</i>	0.1															
<i>Ranunculus repens</i>						0.2						14.9	2.12	5.1	3.7	1.7
<i>Galium palustre</i>						0.5						0.46				
<i>Myosotis laxa</i>						0.18			0.04			0.44			0.5	0.14
<i>Oenanthe fistulosa</i>						0.3						3.34	3.82	2.88	6.72	0.56
<i>Lotus tenuis</i>											0.04					3.1
<i>Alopecurus geniculatus</i>													0.64		2.26	1.1
<i>Baldelia ranunculoides</i>												0.1	0.82			
<i>Eleocharis palustris</i>												11.9	17.5	7.02	10.5	1.32
<i>Galium debile</i>												7.12	3.52	5.6	4.66	1.38
<i>Glyceria fluitans</i>												1.14	8.88	0.3	1.74	
<i>Juncus articulatus</i>												4.52	5.46	1.24	6.2	1.2
<i>Leontodon autumnalis</i>															0.2	2.3
<i>Menta pullegium</i>												0.2	4.34	0.36	5.92	0.82
<i>Plantago major</i>																2
<i>Polygonum amphibium</i>												2.6				
<i>Rorippa amphibia</i>															0.2	
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>												0.36				
<i>Senecio aquaticus</i>															0.54	1.1
<i>Trifolium fragiferum</i>													0.4		10.2	32.5
<i>Potentilla reptans</i>												0.14				
<i>Inula britannica</i>																0.9

CHAPITRE 2 :

**Importance de l'hétérogénéité environnementale
pour la diversité spécifique
et la diversité fonctionnelle
dans une prairie humide pâturée**

Importance de l'hétérogénéité environnementale pour la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle dans une prairie humide pâturée

Introduction

De nombreuses études théoriques, empiriques ou expérimentales ont montré une relation positive entre la variation spatiale des conditions environnementales et la diversité floristique (Ricklefs, 1977; Palmer, 1994; Vivian-Smith, 1997; Grace, 1999; Wilson, 2000; Lundholm & Larson, 2003; Lundholm, 2009). Il est en effet attendu qu'une zone caractérisée par une plus grande gamme de types de (micro)habitats soit propice à la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces. Ce lien entre hétérogénéité environnementale et diversité est généralement interprété comme la conséquence de différences inter-spécifiques au niveau de la tolérance aux contraintes environnementales (Grubb, 1977; Tilman, 1982; Silvertown & Wilkin, 1983; Vivian-Smith, 1997; Questad & Bryan, 2008). Dans un environnement hétérogène conduisant à une mosaïque d'assemblages spécifiques, la diversité « globale » résulte (i) de la diversité à l'échelle des assemblages et (ii) des différences de composition spécifique entre assemblages. L'hétérogénéité environnementale influence la diversité « globale » via le contrôle des contrastes spécifiques entre assemblages.

Dans les prairies, de nombreux facteurs écologiques sont source d'hétérogénéité environnementale. Ainsi, la disponibilité en nutriments, en eau ou en lumière (Augustine & Frank, 2001; Bakker *et al.*, 2003; Rossignol, 2006; Olofsson *et al.*, 2008), la profondeur du sol (Reynolds *et al.*, 1997) ou les conditions micro-climatiques (Posse *et al.*, 2000) peuvent varier fortement dans l'espace à des échelles allant de quelques cm² à plusieurs hectares (Augustine & Frank, 2001) et influencent la structure et la composition des communautés végétales (Reynolds *et al.*, 1997; Posse *et al.*, 2000). Ces variations environnementales sont très souvent le résultat de l'activité des herbivores (Posse *et al.*, 2000; Olofsson, 2008). Les grands herbivores sont notamment à l'origine de la variation spatiale de la disponibilité en nutriments et en lumière (Augustine & Frank, 2001; Bakker *et al.*, 2003) en raison de l'hétérogénéité spatiale du prélèvement de biomasse et de l'apport d'azote via les fèces et l'urine (Day & detling, 1990; Steinauer & Collins, 1995). Dans les prairies inondables, les

variations (micro)topographiques constituent un déterminant majeur de l'hétérogénéité des conditions environnementales. Elles contrôlent en effet les durées d'inondation et la saturation en eau du sol. Ces dernières contrôlent notamment le potentiel redox du sol et contraignent les échanges de gaz entre les plantes et leur environnement (Mommer *et al.*, 2006; Voesenek *et al.*, 2006).

Dans les prairies, l'hétérogénéité floristique résultant de l'hétérogénéité environnementale se traduit souvent par une mosaïque de communautés ou de patches de végétation caractérisés par des compositions floristiques contrastées (Reynolds *et al.*, 1997; Posse *et al.*, 2000). Si un lien entre hétérogénéité et diversité y a souvent été mis en évidence (Lundholm, 2009), peu d'études ont évalué quantitativement l'importance de l'hétérogénéité pour la diversité floristique prairiale (Wagner *et al.*, 2000; Klimek *et al.*, 2008).

La réponse des communautés végétales à des conditions environnementales contrastées peut être abordée utilement en considérant les traits fonctionnels de réponse des espèces (Lavorel *et al.*, 1997; Lavorel & Garnier, 2002; McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007). L'utilisation de ces traits dans le cadre d'une approche prédictive et quantitative de la réponse des communautés végétales aux contraintes environnementales, représente un champ de recherche très prometteur (Shipley *et al.*, 2006), notamment pour l'identification des règles d'assemblage des communautés (Diamond, 1975; Keddy, 1992). L'analyse des patrons de diversité des traits fonctionnels (ou diversité fonctionnelle) peut permettre d'évaluer l'importance des forces de divergence ou de convergence fonctionnelle au sein des communautés (Stubbs & Wilson, 2004; Cornwell *et al.*, 2006; Grime, 2006; Wilson, 2007) ou entre communautés (Fukami, 2005; de Bello *et al.*, 2009). A l'échelle d'un assemblage local, la diversité fonctionnelle résulte de l'équilibre entre deux forces opposées : (i) le filtrage des traits des espèces sur la base de leur tolérance aux conditions environnementales (« habitat filtering ») qui conduit à la convergence des traits des espèces (Keddy, 1992; Stubbs & Wilson, 2004) et (ii) les interactions compétitives qui limite la coexistence d'espèces trop similaires sur le plan fonctionnel (« limiting similarity »; MacArthur & Levins, 1967) et conduit à la divergence des traits des espèces. A une échelle plus large, intégrant une mosaïque d'assemblages spécifiques, il est attendu que la variation spatiale des conditions environnementales soit favorable à la divergence des traits des espèces et donc à la diversité fonctionnelle.

De nombreuses questions se posent quant au lien entre diversité spécifique et diversité fonctionnelle (Petchey & Gaston, 2002; Hooper *et al.*, 2005; de Bello *et al.*, 2006). Dans une revue des connaissances relatives au lien entre diversité et fonctionnement des écosystèmes,

Hooper *et al.* (2005) notent que la « *resolution of the relationship among taxonomic diversity, functional diversity and community structure* » est un des cinq champs de recherche dans lesquels de fortes incertitudes persistent et qui requiert de nouvelles études. Certains facteurs peuvent influencer de façons opposées la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle. En particulier, les interactions compétitives entre espèces contribuent à limiter la diversité spécifique par exclusion compétitive (Palmer, 1994) mais favorisent simultanément la diversité fonctionnelle en limitant la similarité des espèces sur le plan fonctionnel (MacArthur & Levins, 1967). Dans le même sens, une contrainte forte peut limiter le nombre d'espèces tout en conduisant à une diversification des stratégies permettant de répondre à cette contrainte comme cela a été montré pour des communautés soumises au stress hydrique (Stubbs & Wilson, 2004). Enfin, des travaux récents ont montré que les valeurs des traits fonctionnels variaient moins entre communautés que la composition floristique (de Bello *et al.*, 2009) ce qui amène à s'attendre à une moindre importance de l'hétérogénéité des conditions environnementales et à une plus forte importance des forces intervenant localement, comme la compétition inter-spécifique, pour la diversité fonctionnelle que pour la diversité spécifique.

Le premier objectif de ce travail vise à mesurer la contribution de l'hétérogénéité environnementale à la diversité floristique dans une prairie. Les modalités de gestion des prairies, comme le pâturage, pilotent pour partie le niveau d'hétérogénéité des conditions environnementales (Bakker *et al.*, 1984; Cid & Brizuela, 1998; Van den Bos & Bakker, 1990; Adler *et al.*, 2001). Dans les systèmes inondables, la gestion hydraulique peut également contrôler l'hétérogénéité des conditions environnementales liées à l'inondation. Une partie de l'impact de ces modes de gestion des prairies sur la diversité floristique résulte de leur effet sur l'hétérogénéité environnementale et une approche prédictive de l'impact des modes de gestion sur la diversité floristique requiert donc de quantifier l'importance de l'hétérogénéité pour la diversité.

Le second objectif est de comparer l'importance de l'hétérogénéité environnementale pour la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle. Peu d'études sont disponibles sur le lien entre patrons de diversité spécifique et patrons de diversité fonctionnelle alors même que la diversité fonctionnelle et la diversité spécifique sont respectivement des indicateurs de la valeur patrimoniale et des propriétés fonctionnelles liées à la valeur d'usage des prairies qui doivent souvent être optimisées simultanément dans le cadre des plans de gestion des prairies semi-naturelles.

Tableau 1 : Description des différents types de patchs rencontrés au sein de chacune des trois communautés pour chaque modalité de pâturage. L'intensité de pâturage correspond à la proportion de la biomasse disponible consommée par les herbivores au cours d'une saison de pâturage (*cf chapitre 1*).

Traitement	Communauté	Type de patch	Espèces dominantes	intensité de pâturage
Exclos	M	M1e	<i>Elymus repens</i>	0
Exclos	Mh	Mh1e	<i>Juncus gerardi</i>	0
Exclos	H	H1e	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Ranunculus repens</i>	0
Bovin	M	M3c	<i>Elymus repens</i> , <i>Vulpia bromoides</i> , <i>secalinum</i> , <i>Cynosurus cristatus</i>	68.9 +/- 12.7 %
Bovin	M	M5c	<i>Lolium perenne</i>	86.8 +/- 8.7 %
Bovin	Mh	Mh2c	<i>Juncus gerardi</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Trifolium resupinatum</i> , <i>Parapholis strigosa</i> , <i>Trifolium squamosum</i>	63.4 +/- 2.8 %
Bovin	Mh	Mh3c	<i>Hordeum marinum</i>	80.3 +/- 4.9 %
Bovin	H	H2c	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Eleocharis palustris</i>	72.9 +/- 1.6 %
Equin	M	M2h	<i>Elymus repens</i>	64.9 +/- 4.9 %
Equin	M	M4h	<i>Lolium perenne</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Agrostis stolonifera</i>	88.2 +/- 0.5 %
Equin	Mh	Mh2h	<i>Juncus gerardi</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Trifolium resupinatum</i> , <i>Parapholis strigosa</i> , <i>Trifolium squamosum</i>	66.5 +/- 3.0 %
Equin	Mh	Mh3h	<i>Hordeum marinum</i>	79.1 +/- 6.0 %
Equin	Mh	Mh4h	<i>Plantago coronopus</i>	84.7 +/- 4.6 %
Equin	H	H2h	<i>Agrostis stolonifera</i>	55.1 +/- 4.2 %
Equin	H	H3h	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Trifolium fragiferum</i>	63.6 +/- 5.4 %
Equin	H	H4h	<i>Trifolium fragiferum</i>	73.8 +/- 7.4 %

Le modèle utilisé pour répondre à ces objectifs est une prairie humide caractérisée par deux sources principales d'hétérogénéité environnementale : (i) des variations topographiques contrôlant la durée annuelle d'inondation et (ii) des variations spatiales de la pression de pâturage. Ces variations environnementales sont à l'origine d'une variété de types de patches qui se différencient sur le plan floristique et forment une mosaïque de végétation (*cf Chapitre 1*). La diversité fonctionnelle et la diversité spécifique ont été mesurées à une échelle fine et à des échelles plus larges intégrant plus ou moins d'hétérogénéité environnementale et pour trois modes de gestion différents (pâturage par des chevaux, pâturage par des bovins et absence de pâturage) conduisant à des patrons d'hétérogénéité contrastés.

Matériels et méthodes

1. Site d'étude

Cette étude a été conduite dans une prairie humide dans le Marais Poitevin sur la côte atlantique de la France. Ces prairies sont issues de marais poldérisés au moyen âge et sont depuis soumises traditionnellement à un pâturage extensif mixte équins / bovins d'avril à décembre chaque année. Le climat est de type thermo-atlantique à déficit hydrique estival. Le sol est caractérisé par une texture très argileuse et présente un caractère hydromorphe marqué.

2. Modèle biologique : hétérogénéité environnementale et végétale

Ces prairies sont caractérisées par un micro relief composé de dépressions et replats séparés par des pentes intermédiaires et qui se répète de nombreuses fois à l'échelle de la prairie. Ce gradient topographique d'une amplitude maximale de 70 cm contrôle la durée annuelle d'inondation. Ces variations topographiques sont associées à une hétérogénéité floristique. Les replats, jamais inondés, sont caractérisés par une communauté mésophile dominée par des graminoides comme *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens* et *Carex divisa*. Les pentes intermédiaires, submergées quelques semaines par an et caractérisées par une forte salinité du sol, sont associées à une communauté méso-hygrophile dominée par des plantes sub-halophiles comme *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus*, *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa*. Les dépressions, inondées environ six mois par ans, sont caractérisées par une communauté hygrophile dominée par des espèces tolérantes à la submersion comme *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans* et *Eleocharis palustris*.

Au sein de chacune des trois communautés, des variations de la composition floristique et de l'abondance des espèces ont été associées à des variations de l'intensité de la pression de pâturage (Tab. 1). L'hétérogénéité de la pression de pâturage est en effet à l'origine d'une mosaïque de types de patchs de végétation se répétant plusieurs fois à l'échelle de la prairie. Un suivi de la composition floristique et de la localisation des types de patchs au sein d'enclos pâturés (cf *dispositif expérimental*) depuis 1995 a montré que la localisation et la composition floristique des patchs est relativement stable. Cette stabilité temporelle de la mosaïque végétale est liée à la répétition du même patron spatial d'utilisation de la végétation par les herbivores chaque année, probablement sous l'influence d'un feed-back positif entre intensité de pâturage et qualité de la végétation. L'arrêt du pâturage conduit à la disparition de la mosaïque en quelques années.

3. Dispositif expérimental

Depuis 1995, un dispositif expérimental permettant de contrôler le chargement et la nature des herbivores a été mis en place dans la prairie communale des Magnils-Reigners (250 ha; 46°28'N; 1°13'W) avec pour objectif d'étudier l'impact de différentes modalités de pâturage sur la structure de la végétation. Ce dispositif de 20 hectares est constitué de 10 enclos de 1 à 2 hectares pâturés par des bovins ou des chevaux à différents chargements et de deux exclos. Les trois communautés végétales y sont représentées dans les mêmes proportions : la communauté mésophile occupe 45% de la surface, la communauté hygrophile 40% et la communauté méso-hygrophile 15%.

Pour cette étude, 6 parcelles ont été considérées : deux enclos d'1 hectare pâturés par deux bovins (Enclos B2a et B2b), deux enclos de deux hectares pâturés par deux chevaux (Enclos E2a et E2b), et deux exclos non pâturés depuis la mise en place du dispositif. Le chargement moyen est de 852 kg PV/ha pour les enclos bovin et 675 kg PV/ha pour les enclos équin. Le taux moyen de prélèvement de biomasse présente le même ordre de grandeur pour les deux traitements pâturés : 14 kg MS/ha/j pour les enclos bovin et 16 Kg MS/ha/j pour les enclos équin.

4. Relevés floristiques

25 relevés floristiques ont été réalisés dans chacun des types de patchs au sein de chaque parcelle au mois de Juin 2007, au moment du pic de biomasse, soit 75 relevés dans chacun des deux exclos, 125 relevés dans chacun des deux enclos bovins et 200 relevés dans chacun des deux enclos équin (800 relevés au total). Les relevés ont été effectués au sein de

quadrats de 25 cm de côté (0,0625 m²) positionnés aléatoirement. L'ensemble des espèces présentes a été noté ainsi que leurs pourcentages de recouvrements relatifs (estimé visuellement).

5. Indices de diversité spécifique

La richesse spécifique, l'indice de diversité de Shannon (H) et l'indice de diversité de Simpson (ou Gini-Simpson; S) ont été calculés pour chaque quadrat, type de patch et communauté dans chacune des parcelles expérimentales. Les indices de diversité de Shannon et de Simpson sont des fonctions de l'abondance relative des espèces : $H = -\sum p_i \cdot \ln(p_i)$; $S = 1 / \sum p_i^2$, avec p_i , l'abondance relative de l'espèce i . A l'échelle d'un type de patch, l'abondance d'une espèce correspond à son abondance moyenne dans les 25 relevés floristiques réalisés. A l'échelle communauté, l'abondance d'une espèce correspond à la moyenne de ses recouvrements dans les différents types de patches constitutifs de la communauté pondérée par le recouvrement des différents types de patches (les recouvrements des différents types de patches ont été calculés sur la base de cartographies de la végétation des parcelles; cf chapitre 1). Dans une parcelle, l'abondance d'une espèce correspond à la moyenne de ses recouvrements dans les communautés mésophile, méso-hygrophile et hygrophile pondérée par le recouvrement des communautés.

6. Transformation des indices de diversité spécifique

Après avoir calculé, pour chacune des parcelles, la diversité moyenne aux échelles quadrat, patch, communauté et parcelle (moyennes pondérées par le recouvrement relatif des types de patches ou des communautés), les indices de diversité spécifique ont été transformés en « nombres effectifs d'espèces » comme proposé par Jost (2006; 2007).

Cette transformation permet de s'affranchir de la dépendance de la composante inter-communautés vis à vis de la composante intra-communauté (Jost 2007; cf *décomposition additive de la diversité spécifique et fonctionnelle* plus bas). En effet, si on considère plusieurs communautés totalement distinctes, une forte valeur de la diversité intra-communauté peut avoir pour conséquence une faible valeur de la mesure de la diversité inter-communautés alors même qu'il existe un fort contraste floristique entre communautés. Par exemple, l'indice de Simpson étant borné entre 0 et 1, une valeur de diversité intra-communauté proche de 1 aura nécessairement pour conséquence une faible valeur de la diversité inter-communautés même si les communautés ne partagent aucune espèce. L'indice de Shannon est soumis au même

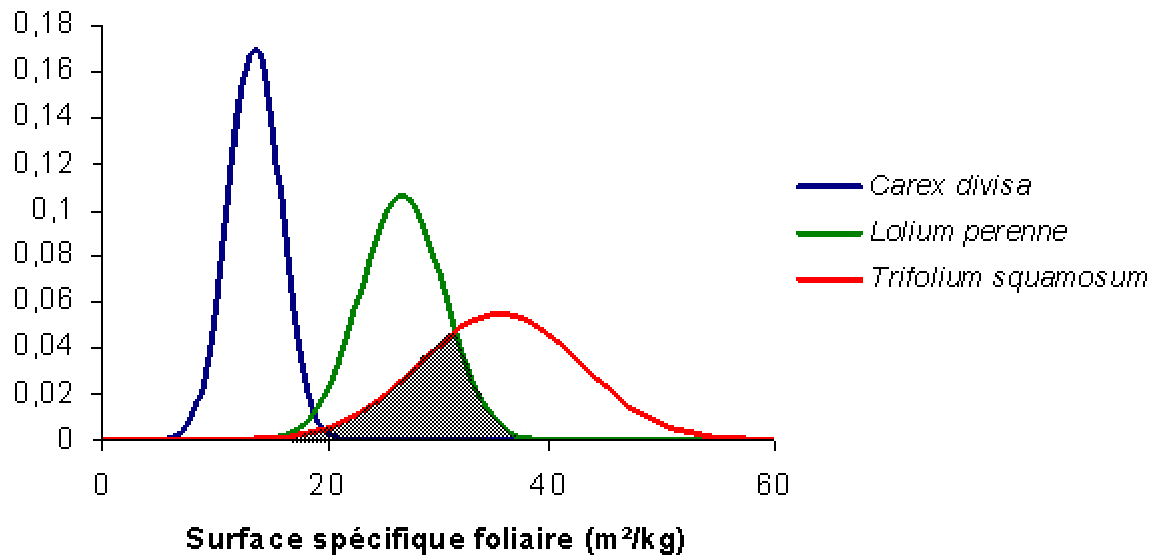


Figure 1 : Distribution des valeurs de surface spécifique foliaire de trois espèces de la communauté mésophile. Les distributions ont été calculée à partir de la valeur moyenne et de l'écart type des valeurs de surface spécifique foliaire mesurées *in natura* en considérant une distribution normale des valeurs de ce trait. Par définition, l'aire sous une courbe de distribution vaut 1. L'aire partagée par deux distributions est une mesure du niveau de similitude fonctionnelle entre deux espèces (zone en gris pour *Lolium perenne* et *Trifolium squamosum*). (1- l'aire partagée par deux distributions) mesure donc le niveau de dissimilitude en terme de valeur d'un trait entre deux espèces.

type de biais. La transformation des indices « classiques » en « nombres effectifs d'espèces » permet de s'affranchir de ce biais.

Pour la richesse spécifique, l'indice de Shannon et l'indice de Simpson, les transformations sont les suivantes :

$$D(RS) = RS$$

$$D(H) = \exp(H)$$

$$D(S) = 1/(1-S)$$

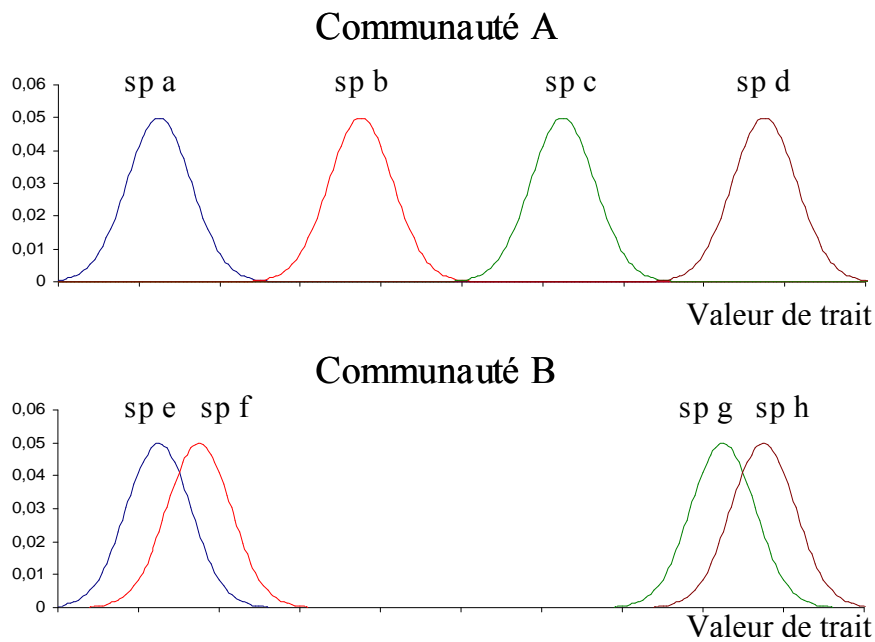
La richesse spécifique et les indices de diversité de Shannon et Simpson transformés sont équivalents respectivement aux nombres de Hill (Hill, 1973) d'ordres 0, 1 et 2. Ils diffèrent dans leurs sensibilités aux espèces rares et abondantes. L'indice d'ordre 0 est insensible à l'abondance des espèces ; l'indice d'ordre 1 donne un poids aux espèces proportionnel à leur abondance ; les indices d'ordre supérieur à 1 donne un poids plus fort aux espèces abondantes qu'aux espèces peu abondantes.

7. Traits utilisés pour les calculs de diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle a été calculée sur la base de trois traits fonctionnels : la surface spécifique foliaire, la hauteur maximale au stade reproducteur et la masse des graines. La combinaison de ces trois traits a été proposée par Westoby (1998) pour résumer l'ensemble des stratégies de réponse des plantes à leur environnement. Chacun de ces traits intègre différents trade-off fondamentaux impliqués dans la réponse des plantes à leur environnement. Différentes études ont montré que ces traits étaient impliqués dans la réponse des plantes au pâturage (Diaz *et al.*, 2001; Pakeman, 2004; Louault *et al.*, 2005) et à la submersion (Mommer *et al.*, 2006; Voesenek *et al.*, 2006; Bailey-serres & Voesenek, 2008).

8. Mesures des traits

Les traits ont été mesurés *in natura* conformément au protocole standard proposé par Cornelissen *et al.* (2003). La surface spécifique foliaire et la hauteur des plantes ont été mesurées sur 20 individus par espèce. La masse des graines a été mesurée en regroupant des lots (au moins cinq lots par espèces) de 100 graines récoltées sur au moins 10 individus. La surface spécifique foliaire, la hauteur et la masse des graines ont été respectivement mesurées



FD(Rao): communauté A > communauté B

FD(Mason): communauté A < communauté B

Figure 2 : Comparaison de la diversité fonctionnelle relative à un trait, mesurée avec l'indice de Rao et l'indice de Mason, dans deux communautés composées de quatre espèces et au sein desquelles la valeur moyenne du trait considéré est la même (d'après de Bello *et al.*, 2009).

La diversité fonctionnelle mesurée par l'indice de Rao est plus élevée dans la communauté A que dans la communauté B. Par contraste, la diversité fonctionnelle mesurée par l'indice de Mason est plus élevée dans la communauté B que dans la communauté A. La différence de comportement entre les deux indices tient au plus important recouvrement entre espèces des distributions des valeurs du trait considéré dans la communauté B. Seul l'indice de Rao y est sensible.

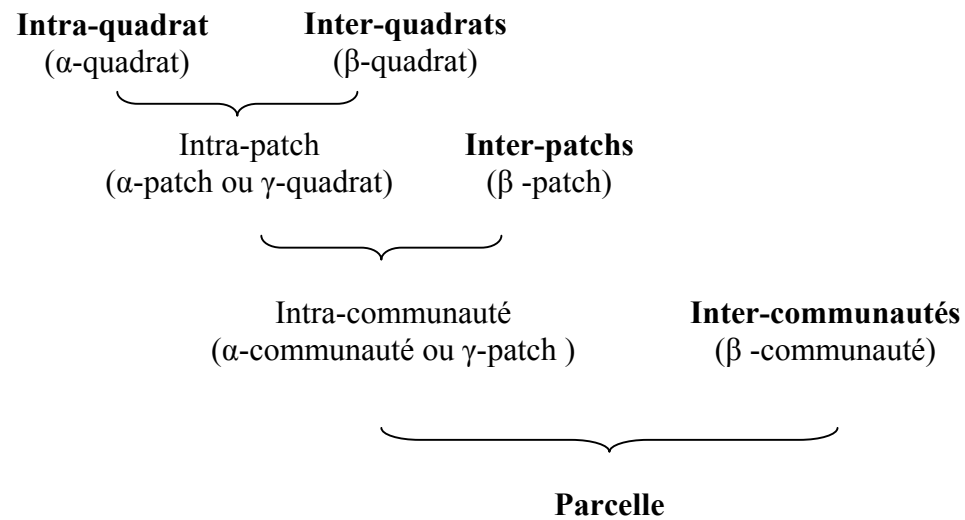
pour 41, 38 et 14 des 68 espèces rencontrées dans l'ensemble des relevés floristiques. Des données relatives à la masse des graines ont été obtenues pour 15 autres espèces via la base de données Leda (Knevel *et al.*, 2003). Le recouvrement cumulé de l'ensemble des espèces pour lesquelles nous disposions de valeurs de traits représente toujours au moins 80% du recouvrement de chaque relevé floristique.

9. Indices de diversité fonctionnelle

Deux indices ont été utilisés pour mesurer la diversité fonctionnelle. Ils ont été calculés pour les différents traits mesurés.

Le premier indice utilisé est l'entropie quadratique de Rao ou indice de Rao (Rao, 1982). Il mesure le niveau de dissimilitude attendu en terme de valeur d'un trait entre deux individus pris au hasard dans une communauté. Il se calcule en évaluant les dissimilitudes en terme de valeur d'un trait entre toutes les paires d'espèces possibles, et en effectuant la somme. Cette somme est pondérée par le produit des abondances relatives de ces espèces : $DF(Rao) = \sum \sum d_{ij} \cdot p_i \cdot p_j$ avec d_{ij} , le niveau de dissimilitude en terme de valeur d'un trait entre les espèce i et j , et p_i et p_j les abondances relatives des espèces i et j . Pour les traits quantitatifs, différentes mesures de dissimilitude ont été proposées (Mouillot *et al.*, 2005; Ricotta, 2005; Lepš *et al.*, 2006). Nous avons utilisé $[1 - (\text{le recouvrement des distributions des valeurs d'un trait associées à deux espèces})]$ en considérant que pour chaque espèce les valeurs d'un trait donné suivent une loi normale (Lepš *et al.*, 2006; Fig. 1). Les distributions des valeurs des traits ont été calculées en utilisant la moyenne et l'écart type des valeurs des traits mesurés pour chaque espèce sur le terrain. Cette mesure de dissimilitude permet d'intégrer la variabilité intra-spécifique des valeurs des traits dans la mesure de la diversité fonctionnelle.

Le second indice utilisé correspond à la variance inter-spécifique des valeurs d'un trait au sein d'une communauté, pondérée par les abondances relatives des espèces (somme des carrés des écarts des valeurs du trait pour chaque espèce à la valeur moyenne du trait dans la communauté, pondérée par les abondances des espèces) : $DF = \sum p_i [x_i - \text{moy}(x_i)]^2$ avec x_i la valeur du trait associée à l'espèce i , et p_i l'abondance relative de l'espèce i dans la communauté. Cet indice correspond à l'indice proposé par Mason *et al.* (2003) sans la transformation proposée par les auteurs pour borner l'indice entre 0 et 1 (Lepš *et al.*, 2006). Il sera donc qualifié ici d'indice de Mason. Contrairement à l'indice de Rao, l'indice de Mason



$$\text{Div (Parcelle)} = \text{Div (intra-quadrat)} + \text{Div (inter-quadrat)} + \text{Div (inter-patch)} + \text{Div (inter-communauté)}$$

Figure 3 : Décomposition additive de la diversité d'une parcelle en ses différentes composantes.

ne tient compte que des valeurs moyennes des traits des espèces et n'intègre pas les variations intra-spécifiques des valeurs des traits. Cela peut conduire à des comportements différents deux indices (Fig. 2).

Les indices de diversité fonctionnelle ont été calculés, de la même manière que les indices de diversité spécifique (cf calcul des abondances des espèces), pour chaque quadrat, type de patch et communauté dans chacune des parcelles expérimentales et pour chaque parcelle. Dans le cas de l'indice de Mason, ils ont été calculés pour les trois traits ; dans le cas de l'indice de Rao, ils ont été calculés pour la surface spécifique foliaire et la hauteur (certaines des données relatives à la masse des graines proviennent de la base de données Leda. Dans ce cas, nous ne disposons pas d'écart type pour calculer les distributions des valeurs des traits nécessaire aux mesures de dissimilarités entre espèces).

10. Distributions des valeurs des traits aux échelles quadrat, patch, communauté et parcelle

Connaissant les abondances relatives des espèces au sein d'un assemblage et les distributions des valeurs d'un trait associées à chacune d'elles, il est possible de tracer la distribution des valeurs de ce trait à l'échelle d'un assemblage. Les indices de diversité fonctionnelle calculés sont sensibles (et intègrent) les caractéristiques de ces distributions (étendues, nombres de modes, écarts entre les valeurs des modes,...).

Plus les distributions des valeurs de traits associées à deux assemblages se recouvrent, moins ces assemblages diffèrent sur le plan fonctionnel. En comparant le recouvrement des distributions des valeurs d'un trait entre quadrats au sein d'un type de patch, entre types de patches au sein d'une communauté et entre communautés au sein d'une parcelle, on peut se rendre compte de l'importance relative des contrastes fonctionnels entre quadrats, types de patches et communautés.

Soit a_i , l'abondance de l'espèce i , et, $f(x_i) \rightarrow N(m_i, \sigma_i)$ la loi normale de moyenne m_i et d'écart type σ_i suivie par la distribution des valeurs d'un trait relative à l'espèce i , la distribution des valeurs de ce trait à l'échelle de la communauté suit la loi suivante : $F(x) = \sum [a_i \cdot f(x_i)]$.

11. Décomposition additive de la diversité spécifique et fonctionnelle

Lande (1996) a démontré que la diversité d'un ensemble de communautés (ou diversité γ) peut être décomposée de façon additive en ces composantes intra-communauté (ou diversité α) et inter-communautés (ou diversité β). Cette approche d'abord utilisée pour des mesures de

diversité spécifique (Wagner *et al.*, 2000; Veech *et al.*, 2002; Gering *et al.*, 2003, Ribeiro *et al.*, 2008, Klimek *et al.*, 2008) a récemment été généralisée aux mesures de diversité fonctionnelle (Pavoine *et al.*, 2004; Pavoine & Dolédec, 2005; Ricotta, 2005; de Bello *et al.*, 2009).

La diversité intra-communauté correspond à la diversité moyenne des communautés. La diversité inter-communautés correspond à la différence entre la diversité à l'échelle de l'ensemble des communautés et la diversité moyenne des communautés. Elle évalue la part moyenne de la diversité « globale » (diversité γ) non contenue dans une communauté. C'est une mesure de la contribution des contrastes floristiques entre communautés à la diversité « globale ». Si les variations de composition floristique entre communautés sont la conséquence de variations environnementales connues, la composante inter-communauté de la diversité est une mesure de la contribution de l'hétérogénéité environnementale à la diversité.

Après avoir calculé, pour chacune des parcelles, la diversité moyenne aux échelles quadrat, patch et communauté (moyennes pondérées par le recouvrement relatif des types de patches ou des communautés), cette approche a été utilisée pour décomposer 1) la diversité des parcelles en leurs composantes intra et inter communauté, 2) la diversité des communautés en leurs composantes intra et inter patch, 3) la diversité des types de patch en leurs composantes intra et inter-quadrats (Fig. 3). La diversité des parcelles correspond alors à la somme de la diversité intra-quadrat, de la diversité inter-quadrats, de la diversité inter-patch et de la diversité inter-communauté (Fig. 3).

Les composantes inter-communautés et inter-patches correspondent aux parts de la diversité des parcelles associées respectivement aux contrastes floristiques entre communautés et entre types de patches et donc à l'hétérogénéité de la durée annuelle d'inondation et de la pression de pâturage.

Résultats :

1. Diversité spécifique et fonctionnelle des parcelles : contributions relatives des composantes intra-patch, inter-patches et inter-communautés

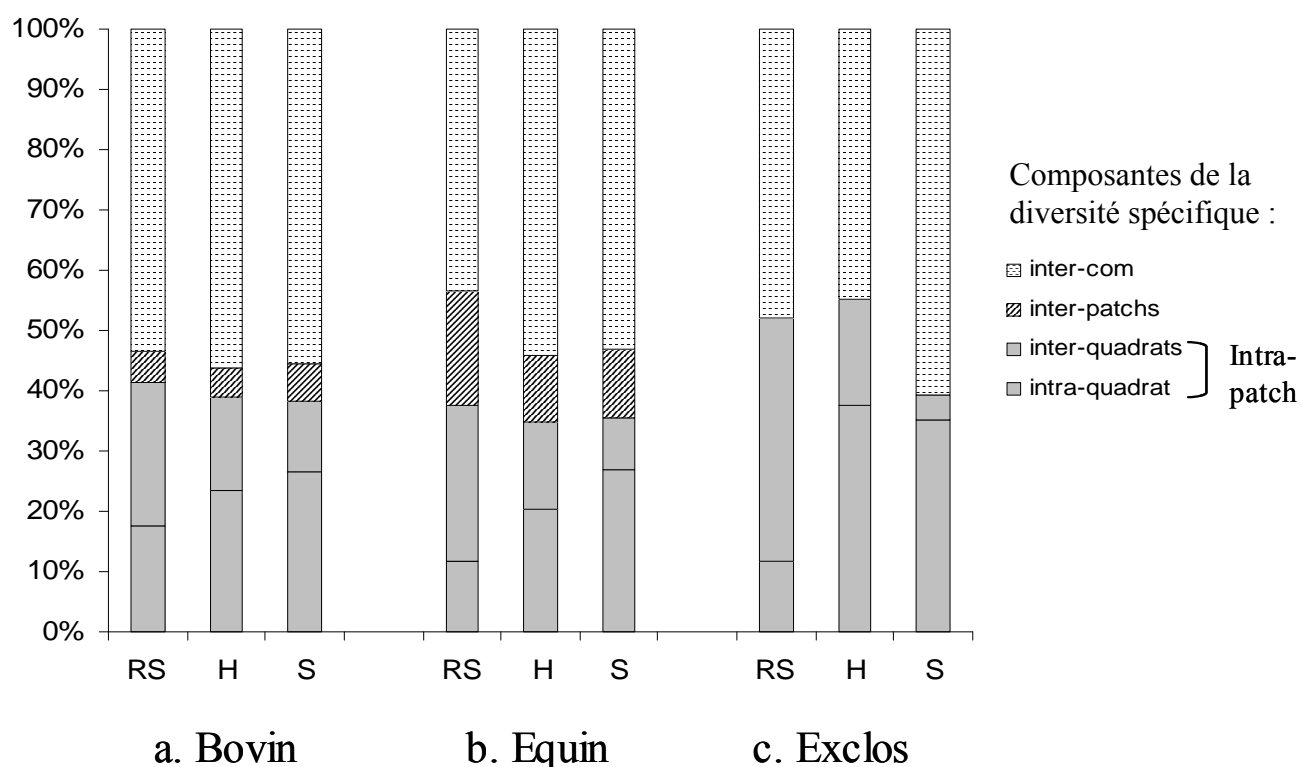
Contributions de la diversité intra-patch et des contrastes spécifiques/fonctionnels entre communautés et types de patches à la diversité spécifique/fonctionnelle des parcelles

Dans l'ensemble des situations, la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle des parcelles résultent principalement de leurs composantes intra-patch et des contrastes floristiques/fonctionnels entre communautés (Fig. 4; Fig. 5). Les composantes intra-patch et inter-communautés peuvent en effet représenter jusqu'à 61% et 94% de la diversité spécifique ou fonctionnelle des parcelles. Elles représentent dans tous les cas, en cumulé, au moins 80% de la diversité spécifique et de la diversité fonctionnelle des parcelles. Par contraste, les contrastes floristiques ou fonctionnels entre types de patches ne contribuent jamais à plus de 19% de la diversité spécifique ou fonctionnelle. Cette part est toutefois plus élevée en situation de pâturage équin (11 à 19%; Fig. 4b, Fig. 5b) qu'en situation de pâturage bovin (5 à 6%; Fig. 4a, Fig. 5a).

C'est également au niveau de la diversité intra-patch et des contrastes entre communautés que se situe l'essentiel des différences entre les patrons de diversité spécifique (Fig. 4) et de diversité fonctionnelle (Fig. 5). La différence entre la contribution à la diversité spécifique et à la diversité fonctionnelle des parcelles est en effet beaucoup plus importante pour les composantes intra-patch (moyennes: 78% vs 41.5%) et inter-communautés (moyennes: 19.6% vs 52%) que pour la composante inter-patches (moyennes: 4.4% vs 9.5%).

Dans les enclos pâturés, la diversité spécifique (Fig. 4a, b) résulte à la fois de sa composante intra-patch (35% à 45 %) et des contrastes floristiques entre communautés (43% à 56%). Par contraste, la diversité fonctionnelle (Fig. 5a, b) des parcelles résulte essentiellement de sa composante intra-patch (71 à 94%). Les distributions des valeurs des traits sont effectivement très recouvrantes entre types de patches au sein d'une communauté (Fig. 6) et entre communautés au sein d'une parcelle (Fig. 6), ce qui a pour conséquence une forte similitude entre les distributions des valeurs des traits aux échelles patch, communauté et parcelle.

Dans les exclos non pâturés, les patrons de décomposition de la diversité spécifique et de la diversité fonctionnelle sont plus similaires que dans les parcelles pâturées (Fig. 4a; Fig.



inter-com	53%	56%	55%	43%	54%	53%	48%	45%	61%
inter-patches	5%	5%	6%	19%	11%	11%	0%	0%	0%
intra-patch	41%	39%	38%	37%	35%	36%	52%	55%	39%

Figure 4 : Décomposition additive de la diversité spécifique des enclos équin, des enclos bovin et des exclos en ses composantes intra-patch (intra-quadrat et inter-quadrats), inter-patches et inter-communautés. Les indices de Simpson et de Shannon ont été transformés en « nombres effectifs d'espèces » (cf matériels et méthodes). Com: communautés; RS: richesse spécifique; H: indice de Shannon; S: indice de Simpson.

5a). Les contributions à la diversité spécifique/fonctionnelle des parcelles de la diversité spécifique/fonctionnelle intra-patch et des contrastes floristiques/fonctionnels entre communautés ont tendance à être plus équilibrées qu'en situations pâturées. Les contributions relatives des composantes intra-patch et inter-communautés sont en effet équivalentes pour le niveau de richesse spécifique (Fig. 4c), de diversité spécifique appréciée via l'indice de Shannon (Fig. 4c) ou de diversité fonctionnelle appréciée par l'indice de Rao (Fig. 5c) ; l'indice de Mason présente une composante inter-communautés plus élevée qu'en situations pâturées même si elle reste moins importante que la composante intra-patch (Fig. 5c) ; seul l'indice de diversité spécifique de Simpson présente une tendance identique à celle observée dans les enclos pâturés (Fig. 4c). Les distributions des valeurs des traits aux échelles communauté et parcelle sont moins proches dans les exclos que dans les enclos pâturés en raison du plus faible recouvrement entre les distributions des valeurs des traits entre communautés au sein d'une parcelle (Fig. 6). Cela explique la plus forte contribution de la composante inter-communautés à la diversité fonctionnelle dans les exclos.

Effet de l'indice utilisé pour la mesure de la diversité spécifique

Les contributions de la diversité intra-patch et des contrastes floristiques entre communautés ou entre types de patches à la diversité floristique des parcelles (Fig. 4) sont peu sensibles à l'indice de diversité spécifique utilisé (richesse spécifique, indice de Shannon ou indice de Simpson). Ces différents indices sont caractérisés par des sensibilités aux espèces rares/abondantes contrastées. Les contrastes entre types de patches ou entre communautés reposent donc globalement autant sur la variation de l'abondance (ou présence/absence) d'espèces subordonnées que d'espèces abondantes.

Certaines différences apparaissent malgré tout : en situation de pâturage équin (Fig. 4b), les contrastes floristiques entre types de patches contribuent deux fois plus à la richesse spécifique des parcelles qu'à leur diversité spécifique appréciée via l'indice de Shannon ou de Simpson. Cette plus forte contribution relative de la composante inter-patches se fait au détriment de celle de la composante inter-communautés. Les indices de Simpson et de Shannon étant plus sensibles aux espèces abondantes que la richesse spécifique, on peut conclure que les contrastes floristiques entre communautés reposent davantage sur des espèces abondantes que les contrastes floristiques entre patches (et inversement, les contrastes floristiques entre patches reposent davantage sur des espèces peu abondantes que les contrastes

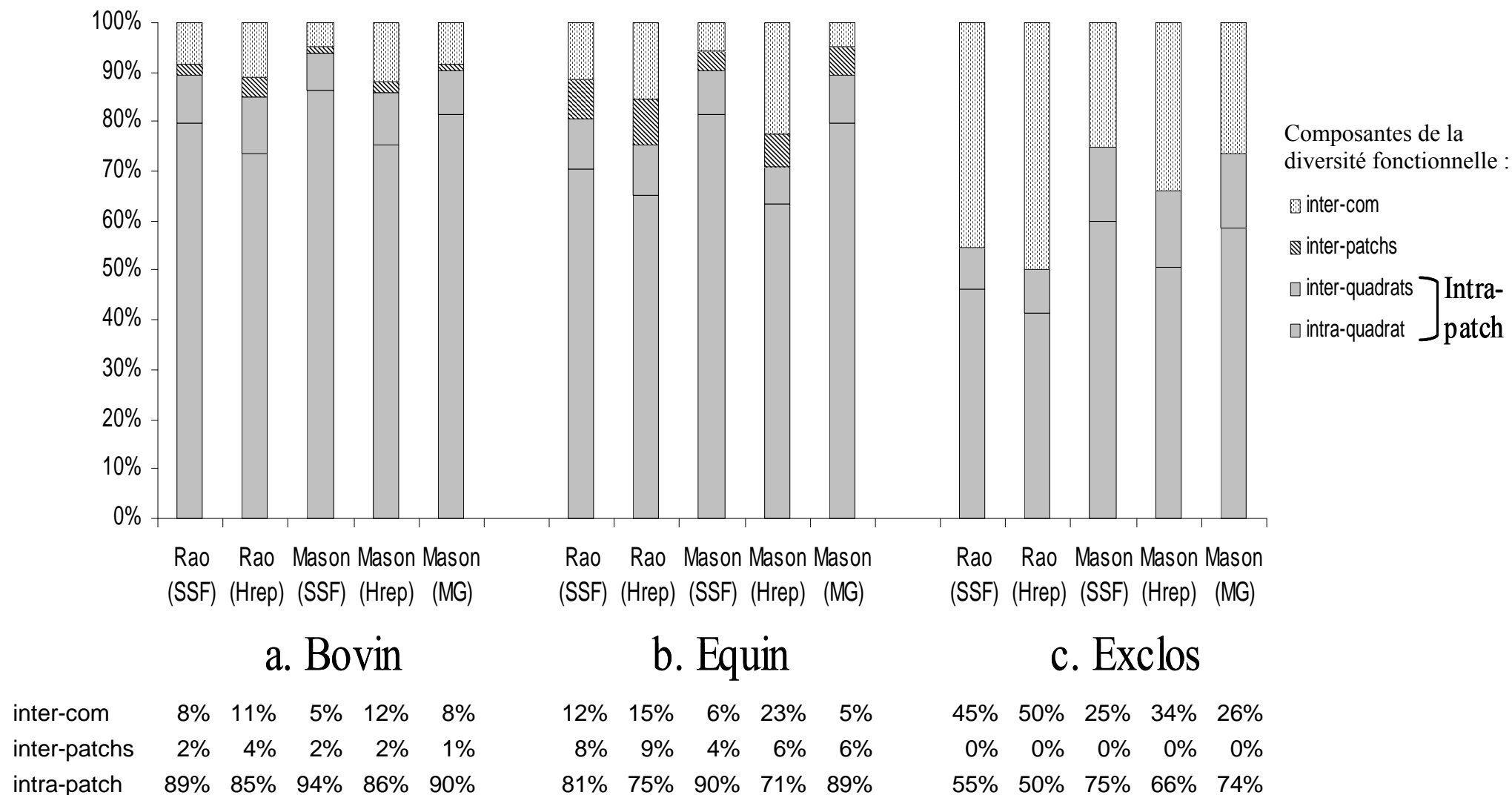


Figure 5 : Décomposition additive de la diversité fonctionnelle des enclos équin, des enclos bovin et des exclos en ses composantes intra-patch (intra-quadrat et inter-quadrats), inter-patchs et inter-communautés. Com: communautés; Rao: indice de Rao; Mason: indice de Mason; SSF: surface spécifique foliaire; Hrep: hauteur au stade reproducteur; MG: masse des graines.

floristiques entre communautés). Dans l'exclos (Fig. 4c), les contrastes floristiques entre communautés contribuent davantage à la richesse spécifique et à la diversité appréciée via l'indice de Shannon qu'à la diversité appréciée via l'indice de Simpson. Les contrastes floristiques entre communautés reposent donc davantage sur des espèces abondantes.

Effet de l'indice utilisé pour la mesure de la diversité fonctionnelle

Dans les exclos (Fig. 5c), on observe un effet marqué de l'indice utilisé (Mason vs Rao) sur les contributions relatives des composantes de la diversité fonctionnelle. La contribution des contrastes fonctionnels entre communautés est moins élevée et celle de la diversité fonctionnelle intra-patch plus élevée avec l'indice de Mason qu'avec l'indice de Rao. Un tel effet de l'indice sur la mesure de la diversité fonctionnelle n'est pas observé dans les situations pâturées (Fig. 5a, b). Contrairement à l'indice de Mason qui ne tient compte que de la valeur moyenne des traits de chaque espèce, l'indice de Rao intègre les variations intra-spécifiques des valeurs des traits. On s'attend donc à observer une différence entre les deux indices d'autant plus importante que les distributions des valeurs des traits des espèces se recoupent. Dans les exclos, les espèces qui coexistent au sein d'une communauté ont donc des distributions des valeurs de leurs traits qui se recoupent plus entre elles qu'avec celles des espèces avec lesquelles elles ne coexistent pas. Par contraste, dans les enclos pâturés, les espèces qui coexistent au sein d'une communauté ont donc des distributions des valeurs de leurs traits qui se recoupent autant entre elles qu'avec celles des espèces avec lesquelles elles ne coexistent pas.

Effet du trait utilisé pour la mesure de la diversité fonctionnelle

La contribution relative des composantes de la diversité fonctionnelle est seulement faiblement dépendante du trait fonctionnel considéré (Fig. 5). Dans les parcelles pâturées (Fig. 5a,b) comme dans les exclos (Fig. 5c), la diversité fonctionnelle appréciée en terme de hauteur repose moins sur les contrastes fonctionnels entre patchs et plus sur les contrastes fonctionnels entre communautés que la diversité fonctionnelle appréciée en terme de surface spécifique foliaire et de masse des graines.

Exclos

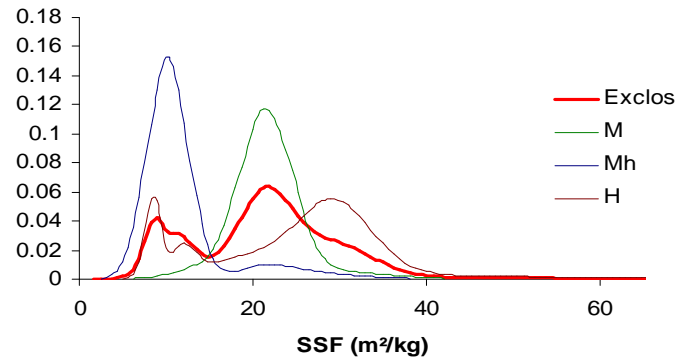
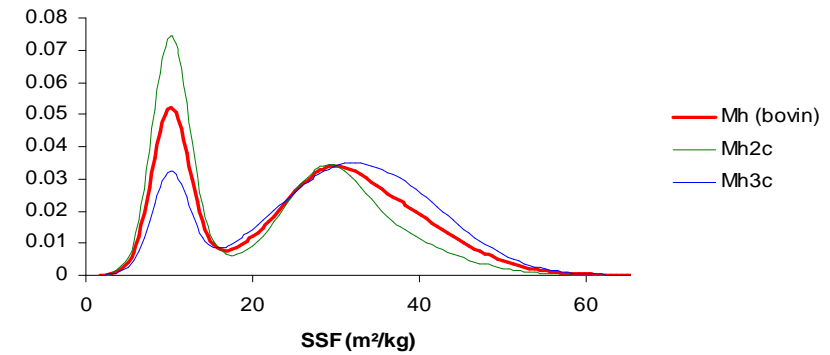
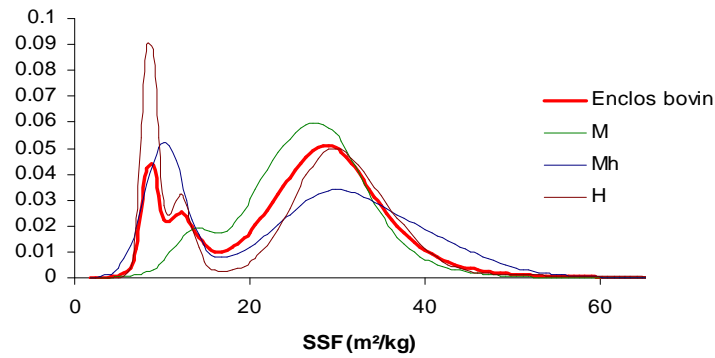


Figure 6 : distributions des valeurs de surface spécifique foliaire :

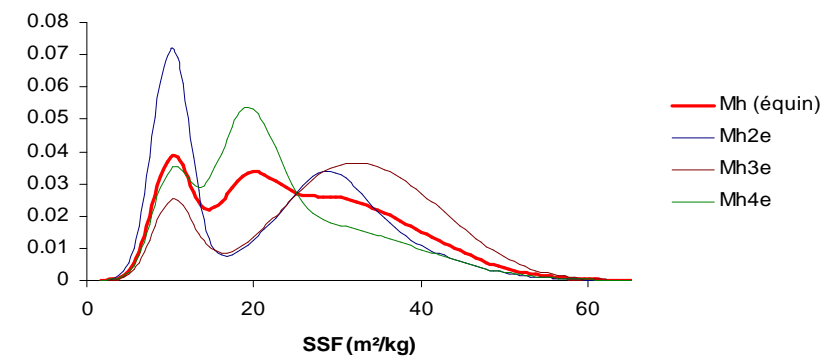
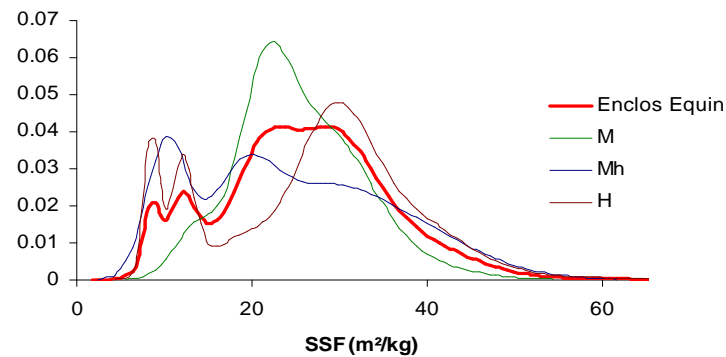
a/ à l'échelle de la parcelle et des trois communautés (M, Mh, H) qui la constituent pour un exclos, un enclos équin et un enclos bovin .

b/ à l'échelle de la communauté méso-hygrophile et des types de patches qui la constituent pour un enclos équin et un enclos bovin.

Bovin



Equin



a. Communautés et parcelle

b. Patches et communauté (Mh)

2. Diversités spécifique et fonctionnelle à l'échelle intra-patch (contributions relatives des composantes intra-quadrat et inter-quadrats)

La contribution relative des contrastes floristiques entre quadrats à la diversité spécifique des patchs varie avec l'indice utilisé (Fig. 4). Plus l'indice est sensible aux espèces abondantes, plus la contribution de la diversité inter-quadrats est faible. Les contrastes floristiques entre quadrats reposent donc davantage sur des espèces peu abondantes que sur les espèces abondantes qui varient peu d'un quadrat à l'autre (les espèces dominantes des patchs sont rencontrées dans l'ensemble des quadrats alors que les espèces moins abondantes ont une distribution spatiale plus hétérogène). Cette variation de la contribution des contrastes floristiques entre quadrats en fonction de l'indice utilisé est particulièrement marquée en absence de pâturage (dans les exclos, au sein de chaque patch, une même espèce domine très nettement tous les quadrats). Les différences de composition floristique entre quadrats contribuent alors à respectivement 23%, 69% et 89% de la richesse spécifique, de la diversité de Shannon et de la diversité de Simpson des patchs (Fig. 4c).

La diversité fonctionnelle intra patch est concentrée à l'échelle du quadrat (Fig. 5). Les contributions relatives des composantes intra et inter-quadrats à la diversité fonctionnelle des patchs varient peu avec l'indice utilisé. La diversité intra-quadrat est toujours nettement plus élevée que la diversité inter-quadrats (77 à 90 % de la diversité des patchs). Les distributions des valeurs des traits aux échelles quadrat et patch sont effectivement très proches en raison du fort recouvrement des distributions des valeurs de traits entre quadrats au sein de chaque type de patch (Fig. 7).

Discussion

Une meilleure compréhension de la structure des communautés végétales passe par la définition de règles qui décrivent comment les espèces s'associent pour former des communautés. La caractérisation des communautés végétales sur la base de traits fonctionnels reflétant l'écologie des espèces peut être particulièrement intéressante dans l'objectif de définir ces « règles d'assemblage des communautés » (Diamonds, 1975; Keddy, 1992). Les patrons de convergence et de divergence des traits fonctionnels au sein des communautés et entre communautés ont notamment fait l'objet d'études et de débats récents (Fukami, 2005;

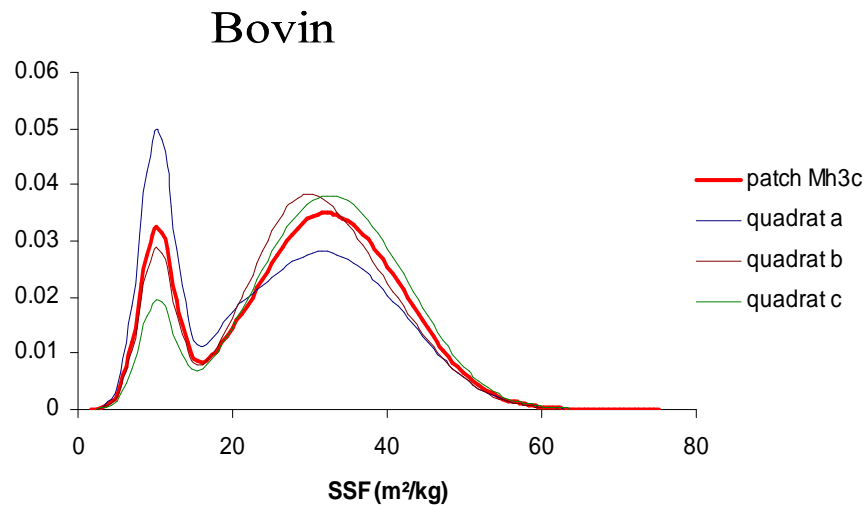
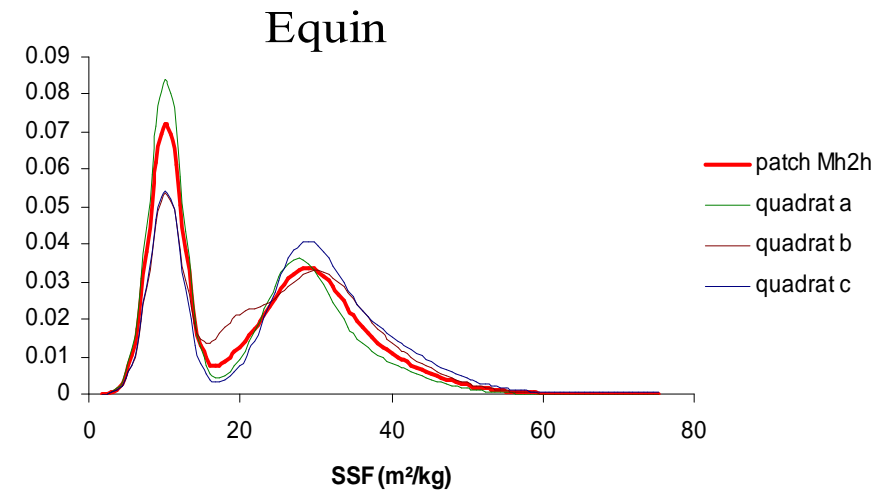
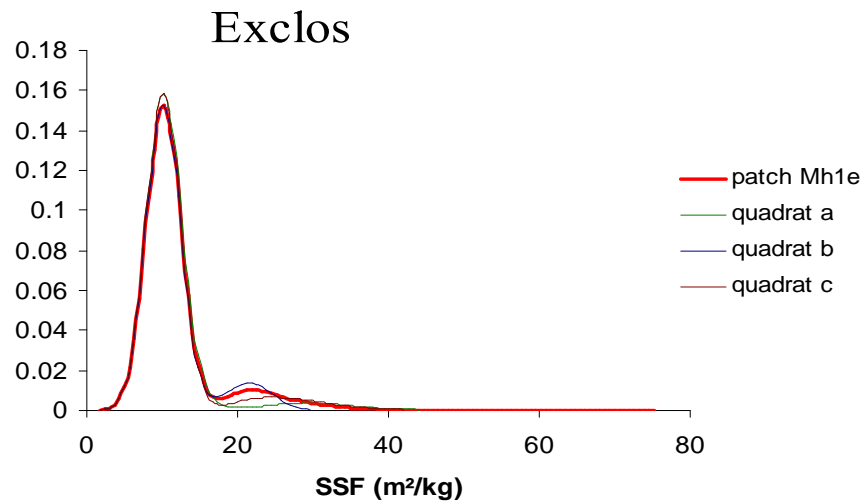


Figure 7 : distributions des valeurs de surface spécifique foliaire à l'échelle de trois types de patches (un patch équin, un patch bovin et un patch de l'exclos) de la communauté méso-hygrophile et de trois relevés floristiques (quadrats de 25*25cm) réalisés au sein de ces patches. Les trois relevés ont été choisis aléatoirement parmi les 25 échantillonnés.

Grime, 2006; Wilson, 2007; de Bello *et al.*, 2009) qui mettent en évidence l'intérêt majeur de ce type d'approche.

Dans un environnement hétérogène entraînant une structuration de la végétation sous la forme d'une mosaïque de communautés, la coexistence des espèces et la divergence des traits fonctionnels peuvent se produire (i) au sein des communautés et (ii) entre communautés (Klimek *et al.*, 1998; de Bello *et al.*, 2009). La composante inter-communautés de la diversité floristique/fonctionnelle représente alors la contribution de l'hétérogénéité environnementale à la diversité floristique/fonctionnelle de l'ensemble du système.

De nombreuses études ont montré (i) un lien entre hétérogénéité environnementale et diversité floristique prairiale (Reynolds *et al.*, 1997; Augustine & Frank, 2001; Bakker *et al.*, 2003; Lundholm & Larson, 2003), et (ii) un effet des modes de gestion des prairies comme le pâturage sur cette hétérogénéité (Bakker *et al.*, 1984; Cid & Brizuela, 1998; Van den Bos & Bakker, 1990; Adler *et al.*, 2001). Une évaluation quantitative de l'importance de l'hétérogénéité pour la diversité présente donc un intérêt majeur pour une approche prédictive de l'impact des modes de gestion sur la biodiversité spécifique et fonctionnelle. Cette étude s'est fixée en conséquence comme objectif l'évaluation de l'importance de l'hétérogénéité pour la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle dans une prairie caractérisée par une structuration spatiale très marquée résultant de variations spatiales de la pression de pâturage et de la durée annuelle d'inondation.

Importance de l'hétérogénéité pour la diversité spécifique

L'hétérogénéité des conditions environnementales peut conduire à une variation spatiale de la structure des communautés végétales. Dans les prairies, cette hétérogénéité se traduit souvent par une mosaïque de patches de végétation caractérisés par des abondances des espèces et des compositions floristiques contrastées (Reynolds *et al.*, 1997; Posse *et al.*, 2000; Adler *et al.*, 2001). La diversité floristique repose alors à la fois sur la diversité à l'échelle des patches et sur la variation de la composition floristique et des abondances relatives des espèces entre types de patches.

Les prairies étudiées sont caractérisées par deux principales sources d'hétérogénéité environnementale : La topographie et la pression de pâturage. La topographie contrôle la durée annuelle d'inondation qui peut influencer le potentiel redox du sol qui impacte le métabolisme des plantes (Pezeshki, 2001) et influe sur les processus biogéochimiques du sol (van Oorschot, 2000). La submersion pose également une contrainte sur les échanges de gaz entre les plantes et leur environnement (Mommer *et al.*, 2006; Voesenek *et al.*, 2006). Le

pâturage peut influencer la compaction du sol via le piétinement (Turner, 1987; Clary, 1995), la disponibilité de l'azote via les déjections des herbivores (Steinauer & Collins, 1995; Day & Detling, 1990) ou la quantité de lumière via le prélèvement de biomasse (Bakker *et al.*, 2003). Outre ses effets sur l'environnement abiotique, le pâturage a des impacts directs sur la végétation liés à la consommation des tissus végétaux par les herbivores et au piétinement.

Sur le site d'étude, des études antérieures ont montré que la topographie et la pression de pâturage influencent la composition floristique et les abondances relatives des espèces (Amiaud *et al.*, 1998; Loucougaray *et al.*, 2004; Bonis *et al.*, 2005).

De nombreuses études ont montré que la variation de la durée d'inondation (Keddy, 1984; Pollock *et al.*, 1998; Silvertown *et al.*, 1999) et de la pression de pâturage (Adler *et al.*, 2001; Posse *et al.*, 2000; Bakker *et al.*, 2003) pouvaient être des déterminants importants de la diversité floristique. Cependant, l'importance de l'hétérogénéité de ces facteurs écologiques pour la diversité est rarement évaluée quantitativement (Wagner *et al.*, 2000; Klimek *et al.*, 2008).

Les résultats obtenus dans le cadre de cette étude montrent que, dans les prairies du Marais Poitevin, l'hétérogénéité de la durée annuelle d'inondation a un impact cinq fois plus important sur la diversité spécifique que l'hétérogénéité de la pression de pâturage. La gamme de durée d'inondation plus étendue que la gamme de pression de pâturage et les différences de pression de pâturage entre types de patchs plus graduelles que les différences de durée d'inondation entre communautés peuvent expliquer que la composition floristique et les abondances des espèces varient plus entre les communautés discriminées par l'hétérogénéité de la durée d'inondation qu'entre les types de patchs issus de pressions de pâturages contrastées. Les contrastes entre communautés reposent en grande partie sur un turn-over d'espèces alors que les contrastes entre types de patchs au sein des communautés reposent pour beaucoup sur la variation des abondances d'espèces communes à l'ensemble des types de patchs.

L'hétérogénéité de la pression de pâturage a une importance 2.5 fois plus grande pour la diversité des parcelles en situation de pâturage équin qu'en situation de pâturage bovin. La plus forte contribution de l'hétérogénéité de la pression de pâturage dans les enclos équin tient au fait que les équins génèrent une plus large gamme de types de patchs en raison notamment de leur capacité à pâturer plus ras et leur tendance à créer des zones de latrines très peu pâturées (*cf Chapitre 1*). Cette plus large gamme d'effets sur la végétation a surtout pour conséquence le recrutement d'espèces caractérisées par des abondances faibles.

Ce type d'information peut s'avérer d'un grand intérêt dans l'optique de choix concernant la gestion de la diversité de ces prairies. Il apparaît par exemple primordial de maintenir une gestion hydraulique des prairies permettant de maintenir une grande hétérogénéité de la durée annuelle d'inondation quelle que soit la modalité de pâturage envisagée. En situation de pâturage équin, il est particulièrement important de choisir un chargement permettant d'optimiser cette hétérogénéité.

Importance de l'hétérogénéité pour la diversité fonctionnelle et comparaison des patrons de diversité spécifique et de diversité fonctionnelle

Peu d'études ont examiné de façon comparative les patrons de diversités spécifique et fonctionnelle (Petchey & Gaston, 2002; de Bello *et al.*, 2006). La contribution de l'hétérogénéité à la richesse ou à la diversité spécifiques a déjà été quantifiée pour différents systèmes et à différentes échelles (Wagner *et al.*, 2000; Gering *et al.*, 2003; Klimek *et al.*, 2008; Ribeiro *et al.*, 2008; de Bello *et al.*, 2009). En revanche, peu d'études ont évalué l'importance de l'hétérogénéité pour la diversité fonctionnelle (de Bello *et al.*, 2009). Les patrons de diversité fonctionnelle ont principalement été étudiés à l'échelle intra-communauté (Weiher *et al.*, 1998; Stubbs & Wilson, 2004; Cornwell *et al.*, 2006) et non entre communautés (de Bello *et al.*, 2009). Dans un système caractérisé par une mosaïque de communautés et de patches, la comparaison des contributions des composantes inter-communautés et inter-patches à la diversité spécifique et à la diversité fonctionnelle permet de savoir « à quel point » les variations de composition floristique ou d'abondances relatives des espèces entre communautés et entre patches reposent sur des différences fonctionnelles.

Dans les prairies étudiées, en situations pâturées, l'essentiel de la diversité fonctionnelle des parcelles se situe à l'échelle intra-patch (71 à 94%) et il y a donc de plus forts contrastes de valeurs de traits entre espèces coexistant au sein d'un assemblage local qu'entre espèces appartenant à des patches ou communautés différentes. Cela traduit une forte convergence fonctionnelle entre types de patches et entre communautés et une faible influence de l'hétérogénéité des conditions environnementales sur la diversité fonctionnelle de la végétation des parcelles pâturées.

La faible contribution de l'hétérogénéité de la pression de pâturage à la diversité fonctionnelle est symétrique à sa faible contribution à la diversité spécifique. Les « modestes » variations de composition floristique et d'abondances relatives des espèces entre types de patches concernent donc essentiellement des espèces différentes sur le plan fonctionnel.

En revanche, la faible contribution de l'hétérogénéité de la durée d'inondation à la diversité fonctionnelle des parcelles contraste avec sa forte contribution à la diversité spécifique. Les différences de composition floristique ou d'abondances des espèces entre communautés soumises à des durées d'inondation contrastées concernent donc en très grande partie des espèces proches sur le plan fonctionnel. Les espèces dont la présence/absence ou l'abondance varient d'une communauté à l'autre ont des valeurs de traits proches. On observe donc un fort « turn-over » d'espèces qui sont proches sur le plan fonctionnel.

Les différences de composition floristique entre communautés peuvent être attribuées à un filtrage des espèces sur la base de leur tolérance à l'inondation. Des études ont montré que la surface spécifique foliaire est liée à la capacité physiologique des plantes à tolérer la submersion (Mommer *et al.*, 2006; Volesenek *et al.*, 2006) ; la hauteur des plantes est liée à leur capacité à éviter la submersion de l'ensemble des tissus (Mommer *et al.*, 2006; Bailey-serres & Volesenek, 2008) ; la masse des graines est liée à la capacité des plantes à recoloniser des zones perturbées (Rees & Westoby, 1997). Il apparaît donc étonnant que les forts contrastes floristiques entre communautés ne soient pas associés à d'importantes différences de distributions des valeurs de surface spécifique foliaire, hauteur ou masse des graines. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour l'expliquer :

D'abord, il est possible que les traits utilisés n'aient pas la même sensibilité au pâturage et à la durée d'inondation. Si les traits utilisés répondent beaucoup plus au pâturage qu'à la durée d'inondation, le pâturage auquel sont soumis les trois communautés de manière équivalente (la gamme d'intensités de pâturage rencontrée dans chacune des communautés est à peu près la même) pourrait atténuer les contrastes fonctionnels entre communautés. Cette hypothèse est en accord avec le fait que les patrons de diversité spécifique et de diversité fonctionnelle sont plus proches dans les exclos que dans les enclos pâturés et donc que les trois communautés ont tendance à être plus différentes sur le plan fonctionnel dans l'exclos. L'utilisation de traits plus sensibles (ou aussi sensibles) à la durée d'inondation qu'au pâturage pourrait donner en situation pâturée des résultats similaires à ceux observés en absence de pâturage.

Ensuite, la faible contribution de la durée annuelle d'inondation à la diversité fonctionnelle pourrait être liée aux indices utilisés. Comme souligné par de Bello *et al.* (2009), l'indice de Rao étant borné entre 0 et 1, lorsqu'il atteint une valeur proche de 1 à une échelle fine, cette valeur ne peut plus beaucoup augmenter en passant à une échelle plus large. Dans ce cas, même si la gamme de valeurs de traits rencontrée augmente fortement en élargissant l'échelle de mesure (passage de l'échelle communauté à l'échelle parcelle dans

notre cas), la mesure de la composante inter-communautés de la diversité fonctionnelle sera faible. Nos résultats montrent que, à l'échelle de la parcelle, aucune valeur de l'indice de Rao ne dépasse 0.74 et l'utilisation de l'indice de Mason qui n'est pas soumis à ce « biais » amène également à la conclusion que la diversité fonctionnelle est concentrée à l'échelle intra-patch. On peut donc raisonnablement écarter l'hypothèse d'un « biais » lié aux propriétés des indices utilisés pour expliquer la faible contribution de l'hétérogénéité de la durée d'inondation à la diversité fonctionnelle des parcelles.

Diversité à l'échelle intra-patch

Une forte proportion de la diversité spécifique et surtout fonctionnelle se situe à l'échelle intra-patch. Les espèces dominantes des différents types de patches varient peu d'un quadrat à l'autre alors que les espèces subordonnées changent davantage. Tout comme la diversité des espèces dominantes, la diversité fonctionnelle intra-patch est concentrée à l'échelle quadrat. Les forces qui contrôlent la diversité spécifique et fonctionnelle à une échelle fine sont donc des déterminants importants de la diversité spécifique et fonctionnelle dans le système étudié.

A l'échelle locale, de nombreux mécanismes ont été évoqués pour expliquer la coexistence des espèces et le maintien de la diversité floristique (Palmer, 1994; Grace, 1999). Ils ont pour point commun d'empêcher le processus d'exclusion compétitive (Palmer, 1994) et reposent notamment sur le contrôle des espèces compétitives, les opportunités de recrutement de nouveaux individus, l'hétérogénéité environnementale à une échelle fine, les flux de diaspores entre sites ou des mécanismes de densité-dépendance.

Ces mécanismes peuvent favoriser à la fois l'expression d'une forte diversité spécifique et d'une forte diversité fonctionnelle à une échelle fine dans la mesure où ils reposent généralement sur des différences fonctionnelles entre espèces coexistantes.

A une échelle fine, la diversité fonctionnelle peut également être favorisée par la compétition interspécifique qui contraint les ressemblances écologiques entre espèces (« limiting similarity »; MacArthur & Levins, 1967). Cette force intervient essentiellement sur la diversité fonctionnelle (la compétition inter-spécifique peut limiter le nombre d'espèces susceptibles de coexister tout en les poussant à diverger sur le plan fonctionnel) et s'oppose notamment au filtrage par l'habitat (« habitat filtering ») qui pousse les espèces à converger sur le plan fonctionnel. Ce mécanisme pourrait expliquer pourquoi une plus forte proportion de la diversité fonctionnelle que de la diversité spécifique des parcelles se situe à une échelle fine.

Il a été montré qu'une forte proportion de la gamme de valeurs de traits rencontrée à l'échelle d'un ensemble de site était présente au sein de chaque site (de Bello, 2009; Wright *et al.*, 2004; Fonseca *et al.*, 2000; Westoby *et al.*, 2002). Parallèlement, nos résultats montrent qu'au sein d'un site, la diversité fonctionnelle peut être concentrée à une échelle très fine.

Comparaison du profil de plusieurs traits / plusieurs indices

De nombreuses questions se posent quant aux métriques et traits les plus appropriés pour mesurer la diversité fonctionnelle (Mason *et al.*, 2003; Mouillot *et al.*, 2005; Ricotta, 2005; Leps *et al.*, 2006; Petchey & Gaston, 2006). Peu d'études comparent les patrons de diversité fonctionnelle associés à différents traits ou mesurés à partir de différents indices (Mason *et al.*, 2003; de Bello *et al.*, 2006; Lavorel *et al.*, 2008; de Bello *et al.*, 2009). Cette étude a pour originalité de comparer la diversité fonctionnelle à différentes échelles à la fois pour différents indices et différents traits.

Comparaison des profils de décomposition de la diversité en fonction des traits

Chacun des trois traits utilisés dans cette étude intègre différents axes de différenciation fonctionnelle impliqués dans la réponse des plantes à leur environnement. La surface spécifique foliaire est liée à la stratégie d'acquisition des ressources et est corrélée au taux de croissance relatif (RGR) des plantes ; la hauteur est liée à l'aptitude à la compétition pour la lumière ; la masse des graines traduit les capacités de dispersion. Ces traits fonctionnels reflétant différents aspects de l'écologie des plantes, ils sont susceptibles d'être influencés différemment par les forces qui structurent la diversité fonctionnelle (Weiher *et al.*, 1998). L'importance relative des variations de durée d'inondation entre communautés et de pression de pâturage entre types de patches pour la diversité fonctionnelle des parcelles pourrait varier selon les traits. Pourtant, les analyses conduites ici montrent que les patrons de décomposition de la diversité fonctionnelle appréciée via les différents traits sont très proches. Ce résultat ne vient pas d'une corrélation entre les traits puisqu'ils varient de façon indépendante à l'échelle des espèces (non présenté). Cela provient plus probablement du fait que les forces qui déterminent la diversité fonctionnelle à une échelle fine ont une forte influence sur ces traits. Ainsi, la diversité fonctionnelle est concentrée à une échelle fine pour les trois traits et est peu influencée par l'hétérogénéité des conditions environnementales.

Comparaison des indices de diversité fonctionnelle

Les profils de décomposition additive de la diversité fonctionnelle mesurée à l'aide de l'indice de Rao et de l'indice de Mason sont très proches dans les enclos pâturés quel que soit le trait utilisé. Dans les situations non pâturées, la contribution de la composante inter-communautés est moins importante et celle de la composante intra-patch plus élevée avec l'indice de Mason qu'avec l'indice de Rao. Ces résultats confirment que les deux indices peuvent dans certains cas présenter des comportements différents.

Contrairement à l'indice de Mason qui ne tient compte que de la valeur moyenne des traits de chaque espèce, l'indice de Rao intègre les variations intra-spécifiques des valeurs des traits. On s'attend donc à observer une différence entre les deux indices d'autant plus importante que les distributions des valeurs des traits des espèces se recoupent.

Dans les exclos, les espèces qui coexistent au sein d'une communauté ont donc des distributions des valeurs de leurs traits qui se recoupent plus entre elles qu'avec celles des espèces avec lesquelles elles ne coexistent pas. Par contraste, dans les enclos pâturés, les espèces qui coexistent au sein d'une communauté ont donc des distributions des valeurs de leurs traits qui se recoupent autant entre elles qu'avec celles des espèces avec lesquelles elles ne coexistent pas. Ceci est en accord avec les contrastes fonctionnels entre communautés plus forts en absence de pâturage qu'en situations pâturées.

Conclusion

A travers l'exemple d'une prairie soumise à deux sources essentielles d'hétérogénéité environnementale, les variations spatiales de la durée annuelle d'inondation et de la pression de pâturage, cette étude a mis en évidence l'importance d'évaluer la contribution de ces sources d'hétérogénéité à la diversité. Une telle approche quantitative de l'importance de l'hétérogénéité pour la diversité peut permettre de disposer de critères pour choisir le scénario approprié aux objectifs de la gestion. Dans le cas des prairies humides étudiées ici, le maintien d'une gestion hydraulique permettant de maintenir une forte hétérogénéité de la durée annuelle d'inondation est primordiale pour la diversité floristique.

Cette étude permet également d'éclairer les liens entre diversité spécifique et fonctionnelle. Des études ont montré l'intérêt de l'utilisation des traits fonctionnels dans l'optique d'une approche prédictive et quantitative de l'impact des modes de gestion sur la biodiversité (Shipley *et al.*, 2006). Cela passe par une meilleure compréhension du lien entre diversité spécifique et fonctionnelle. A travers nos résultats, il apparaît que ce lien n'est pas direct. Contrairement à la diversité spécifique, l'essentiel de la diversité fonctionnelle est

concentrée à une échelle fine. Cela peut représenter une contrainte dans le cadre des plans de gestions des prairies semi-naturelles qui visent à favoriser simultanément la diversité spécifique souvent associée à la valeur patrimoniale des prairies et la diversité fonctionnelle souvent associée à la valeur d'usage des prairies.

Enfin, ce travail apporte sa contribution au débat actuel quant aux métriques *ad hoc* pour mesurer la diversité fonctionnelle. De nombreux indices ont été proposés. Les traits les plus appropriés pour caractériser la diversité fonctionnelle sont également parfois discutés. A travers l'utilisation de différents traits et de différents indices pour caractériser la diversité fonctionnelle, cette étude montre l'intérêt que comporte la comparaison des résultats obtenus en utilisant différents « outils » de caractérisation de la diversité fonctionnelle.

CHAPITRE 3 :

Lien entre les traits des espèces et leur réponse au pâturage

Lien entre les traits des espèces et leur réponse au pâturage

Introduction

Les pratiques de gestion des espaces naturels influencent la composition et la diversité des communautés végétales. La composition et la diversité floristiques ont un impact sur la valeur écologique, patrimoniale et agronomique de la végétation (Hooper *et al.*, 2005). Dans le cadre d'une optimisation de la gestion des espaces naturels, être capable de prévoir la réponse des communautés végétales aux modifications d'usage des terres présente donc un grand intérêt. Beaucoup d'études ont pour objet de déterminer la réponse des plantes au pâturage dans un site donné. Ce type d'étude peut présenter de l'intérêt localement. Toutefois, dans un souci de généralisation et d'application des résultats à des sites caractérisés par des flores différentes, il est indispensable d'identifier des traits faciles à mesurer permettant de prédire la réponse des plantes aux pratiques de gestion (Lavorel *et al.*, 1997; Diaz *et al.*, 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Cornelissen *et al.*, 2003; McGill *et al.*, 2006). C'est dans ce contexte que cette étude a eu pour objectif de tester le lien entre la réponse des plantes au pâturage et certains de leurs traits dans une prairie humide du Marais Poitevin.

Le pâturage peut agir sur les plantes de manière directe en entraînant des pertes de tissus par défoliation ou en occasionnant des dégâts dus au piétinement. Il peut également agir sur les plantes de manière indirecte en modifiant leur environnement abiotique (quantité de lumière ou fertilité du sol; Day & Detling, 1990; Posse *et al.*, 2000; Augustine & Frank, 2001; Bakker *et al.*, 2003; Rossignol *et al.*, 2006) et biotique (nature et intensité des interactions entre plantes; Hartley & Amos, 1999; Van der wal *et al.*, 2000; Suding & Goldberg, 2001). Ces effets du pâturage constituent des filtres environnementaux. La capacité des plantes à passer ces filtres est déterminée par leurs traits fonctionnels (Lavorel *et al.*, 1997; Lavorel & Garnier, 2002; McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007). Les effets multiples du pâturage sur l'environnement biotique et abiotique en font un facteur susceptible de filtrer les espèces sur la base de traits associés aussi bien aux stratégies d'acquisition des ressources, aux aptitudes à la compétition, aux mécanismes de régénération qu'à la réponse des plantes à la défoliation ou au piétinement.

Des études ont déjà établi un lien entre réponse au pâturage et traits ou types fonctionnels (Noy-Meir *et al.*, 1989; McIntyre *et al.*, 1995; Landsbeg *et al.*, 1999; Hadar *et al.*, 1999; Dupré & Diekmann, 2001; Diaz *et al.*, 2001; Kahmen & Poschlod, 2004; Louault *et al.*, 2005; Cingolani *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 2006; Golodets *et al.*, 2009; Evju *et al.* 2009; Niu *et al.*, 2009). Parmi ces traits, on peut distinguer (i) ceux qui permettent aux plantes d'éviter le pâturage ou de minimiser son impact et (ii) ceux qui permettent aux plantes de tolérer le pâturage (Briske, 1996). Ainsi, une hauteur faible, une faible palatabilité (forte teneur en matière sèche, faible teneur en azote, présence de composés secondaires toxiques), un cycle de vie court (plante annuelle) ou la présence d'organes de défense (épines) peuvent être associés à une stratégie d'évitement du pâturage ; un fort taux de croissance (traduit par une forte surface spécifique foliaire) permettant une repousse rapide entre deux épisodes de défoliation ou un fort investissement dans la production de graines peuvent être associés à une stratégie de tolérance au pâturage.

La réponse de la végétation en terme de traits peut être dépendante du contexte écologique (Pakeman, 2004; Vesk *et al.*, 2004; de Bello *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 2006). En effet, certains facteurs comme la productivité (liée aux précipitations ou à la fertilité du sol; Pakeman, 2004; de Bello *et al.*, 2005), l'histoire du pâturage du système (Lavorel *et al.*, 1999; Sternberg *et al.*, 2000; Adler *et al.*, 2004), le régime de pâturage (Bullock *et al.*, 2001) ou la sélectivité des herbivores (Westoby, 1999) peuvent influencer la réponse de la végétation en terme de traits fonctionnels sur le plan qualitatif (nature des traits favorisés par le pâturage) et quantitatif (ampleur du contraste entre situation pâturée et non pâturée). Par exemple, dans les systèmes soumis à un stress limitant la productivité, les traits permettant d'éviter le pâturage sont généralement favorisés alors que les traits permettant de tolérer le pâturage sont favorisés dans les systèmes plus productifs (Coley *et al.*, 1985; Hobbie, 1992; Herms & Mattson, 1992; Briske, 1996). Dans les systèmes soumis à un stress hydrique important, la convergence entre les traits permettant de tolérer le pâturage et la sécheresse peuvent avoir pour conséquence une faible variation des traits le long d'un gradient de pâturage alors que dans un système fortement productif, la divergence entre les traits permettant de tolérer une forte compétition pour la lumière en absence de pâturage et ceux permettant de résister au pâturage sont responsables de plus forts contrastes fonctionnels (Milchunas *et al.*, 1988; de Bello *et al.*, 2005). Etant donné l'importance que le contexte écologique présente dans la réponse des plantes au pâturage, de nombreux auteurs insistent sur la nécessité de caractériser la réponse fonctionnelle de la végétation le long de gradient de pâturage dans des contextes écologiques variés (Pakeman, 2004; Vesk *et al.*, 2004; de Bello *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 2006).

Les traits de réponse au pâturage peuvent également différer en fonction du statut des espèces (dominantes, subordonnées) dans la communauté. La gamme de valeurs d'un trait qui autorise la présence d'une espèce dans une communauté serait en effet plus large que celle qui permet à une espèce d'y présenter une forte abondance. Les traits d'une espèce seraient par conséquent de meilleurs indicateurs de sa probabilité d'être abondante dans des conditions environnementales données que de sa probabilité d'être présente. Cingolani *et al.* (2007) proposent en conséquence que les valeurs des traits des espèces dominantes soient plus fortement liées aux conditions environnementales que celles des espèces subordonnées. Cette hypothèse est supportée par quelques études qui ont montré que le lien entre les traits des espèces et les conditions environnementales apparaît plus fortement et plus clairement lorsque seules les espèces dominantes sont prises en compte ou lorsqu'on donne aux espèces un poids proportionnel à leur abondance (Acquerly *et al.*, 2002; Garnier *et al.*, 2004; Cingolani *et al.*, 2005; Cingolani *et al.*, 2007).

Une caractéristique essentielle du pâturage est son caractère hétérogène, notamment dans le cas de pâturage de type extensif. En effet, les herbivores sélectionnent la ressource en fonction de divers facteurs comme la disponibilité ou la qualité de la ressource (Huntly, 1991; Wallis de Vries & Dalendoudt, 1994; Parsons & Dumont, 2003). Ces variations spatiales de la pression de pâturage peuvent être à l'origine de variations spatiales de la composition spécifique de la végétation au sein d'une prairie (Cid & Brizuela, 1998; Posse *et al.*, 2000; Adler *et al.*, 2001). Dans les prairies humides du Marais Poitevin, on observe une hétérogénéité de la structure de la végétation liée à des variations spatiales de la pression de pâturage caractérisée par une mosaïque de « patchs » de compositions spécifiques et diversités contrastées (*cf chapitre 1*). La mesure de la pression de pâturage à laquelle est soumis chaque type de patchs a permis de les positionner le long d'un gradient de pâturage.

L'objectif de cette étude est de tester si les traits des espèces peuvent permettre de prédire leur réponse au pâturage, et ce, en considérant deux communautés végétales rencontrées dans ces prairies (les communautés mésophile et méso-hygrophile). La réponse au pâturage de l'ensemble des espèces rencontrées a été évaluée sur la base de leurs patrons d'abondance le long du gradient de pâturage. Dans un second temps, le lien entre la réponse au pâturage et les traits des espèces a été testé (i) en donnant aux espèces un poids équivalent et (ii) en donnant aux espèces un poids proportionnel à leur abondance. Les questions posées sont les suivantes : Des espèces caractérisées par des réponses contrastées au pâturage différent-elles en terme de traits? ; la réponse des plantes au pâturage peut-elle être prédite par leurs traits? ; les traits impliqués dans la réponse des plantes au pâturage sont-ils associés à

des stratégies d'évitement ou de tolérance au pâturage? ; le lien entre traits et réponse au pâturage est-il différent d'une communauté à l'autre? ; le lien entre traits et réponse au pâturage est-il plus fort pour les espèces abondantes que pour les espèces subordonnées?

Matériels et méthodes

1. Site d'étude

Cette étude a été conduite dans une prairie humide dans le Marais Poitevin sur la côte atlantique de la France. Ces prairies sont issues de marais poldérisés au moyen âge et sont depuis soumises traditionnellement à un pâturage extensif mixte équins / bovins d'avril à décembre chaque année. Le climat est de type thermo-atlantique à déficit hydrique estival. Le sol est caractérisé par une texture très argileuse et présente un caractère hydromorphe marqué.

2. Modèle biologique

Ces prairies sont caractérisées par un micro relief composé de dépressions et replats séparés par des pentes intermédiaires et qui se répète de nombreuses fois à l'échelle de la prairie. Ce gradient topographique d'une amplitude maximale de 70 cm contrôle la durée annuelle d'inondation. Ces variations topographiques sont associées à une hétérogénéité floristique. Les replats, jamais inondés, sont caractérisés par une communauté mésophile dominée par des graminoides comme *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens* et *Carex divisa*. Les pentes intermédiaires, submergées quelques semaines par an et caractérisées par une forte salinité du sol, sont occupées par une communauté méso-hygrophile, dominée par des plantes sub-halophiles telles *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus*, *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa*. Les dépressions, inondées environ six mois par an, sont caractérisées par une communauté hygrophile dominée par des espèces tolérantes à la submersion comme *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans* et *Eleocharis palustris*.

Cette étude concerne les communautés mésophile et méso-hygrophile.

3. Dispositif expérimental

Depuis 1995, un dispositif expérimental permettant de contrôler le chargement et la nature des herbivores a été mis en place dans la prairie communale des Magnils-Reigners (250 ha; 46°28'N; 1°13'W) avec pour objectif d'étudier l'impact de différentes modalités de

pâturage sur la structure de la végétation. Ce dispositif de 20 hectares est constitué de 10 enclos de 1 à 2 hectares pâturés par des vaches ou des chevaux à différents chargements et de deux exclos. Les trois communautés végétales sont présentes dans chaque enclos dans les mêmes proportions : la communauté mésophile occupe 45% de la surface, la communauté hygrophile 40% et la communauté méso-hygrophile 15%.

Pour cette étude, 6 parcelles ont été considérées : deux enclos d'un hectare, pâturés par deux vaches (Enclos B2a et B2b), deux enclos de deux hectares pâturés par deux chevaux (Enclos E2a et E2b), et deux exclos non pâturés depuis la mise en place du dispositif. Le chargement moyen est de 852 kg PV/ha pour les enclos bovin et 675 kg PV/ha pour les enclos équin. Le taux moyen de prélèvement de biomasse présente le même ordre de grandeur pour les deux traitements pâturés : 14 kg MS/ha/j pour les enclos bovin et 16 Kg MS/ha/j pour les enclos équin (Ménard, 1999).

4. Gradient de pâturage

Au sein de chacune des trois communautés, des variations de la composition floristique et des abondances relatives des espèces ont été associées à des variations spatiales de l'intensité de la pression de pâturage au sein des parcelles pâturées (Tab. 1). L'hétérogénéité de la pression de pâturage est en effet à l'origine d'une mosaïque de types de patchs de végétation se répétant plusieurs fois à l'échelle de la prairie. Un suivi de la composition floristique et de la localisation des types de patchs au sein d'enclos pâturés (cf *dispositif expérimental*) depuis 1995 a montré que la localisation et la composition floristique des patchs est relativement stable. Cette stabilité temporelle de la mosaïque végétale est liée à la répétition du même patron spatial d'utilisation de la végétation par les herbivores chaque année, probablement sous l'influence d'un feed-back positif entre intensité de pâturage et qualité de la végétation (Rossignol, 2006). L'arrêt du pâturage conduit à la disparition de la mosaïque de patchs en quelques années.

Des mesures de la pression de pâturage à laquelle sont soumis chacun des types de patchs, dans les enclos équin et bovin, a permis de les positionner le long d'un gradient de pâturage (Tab. 1).

5. Relevés floristiques

25 relevés floristiques ont été réalisés dans chacun des types de patchs au sein de chaque parcelle au mois de Juin 2007, au moment du pic de biomasse, soit 50 relevés dans

Tableau 1 : Description des différents types de patchs rencontrés au sein de chacune des trois communautés pour chaque modalité de pâturage. Pour chacune des deux communautés, les différents types de patchs sont classés par ordre croissant d'intensité de pâturage subie. L'intensité de pâturage correspond à la proportion de la biomasse disponible consommée par les herbivores au cours d'une saison de pâturage (*cf chapitre 1*).

communauté	herbivore	type de patch	espèces dominantes	Intensité de pâturage
M	-	M1e	<i>Elymus repens</i>	0
M	équidé	M2h	<i>Elymus repens</i>	64.9 +/- 4.9 %
M	bovin	M3c	<i>Elymus repens</i> , <i>Vulpia bromoides</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Cynosurus cristatus</i>	68.9 +/-12.7 %
M	bovin	M5c	<i>Lolium perenne</i>	86.8 +/- 8.7 %
M	équidé	M4h	<i>Lolium perenne</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Agrostis stolonifera</i>	88.2 +/- 0.5 %
Mh	-	Mh1e	<i>Juncus gerardi</i>	0
Mh	bovin	Mh2c	<i>Juncus gerardi</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Trifolium resupinatum</i> , <i>Parapholis strigosa</i> , <i>Trifolium squamosum</i>	63.4 +/- 2.8 %
Mh	équidé	Mh2h	<i>Juncus gerardi</i> , <i>Hordeum secalinum</i> , <i>Trifolium resupinatum</i> , <i>Parapholis strigosa</i> , <i>Trifolium squamosum</i>	66.5 +/- 3.0 %
Mh	équidé	Mh3h	<i>Hordeum marinum</i>	79.1 +/- 6.0 %
Mh	bovin	Mh3c	<i>Hordeum marinum</i>	80.3 +/- 8.7 %
Mh	équidé	Mh4h	<i>Plantago coronopus</i>	84.7 +/- 4.6 %

chacun des deux exclos non pâturés, 100 relevés dans chacun des deux enclos bovins et 125 relevés dans chacun des deux enclos équin (550 relevés au total). Les relevés ont été effectués au niveau de quadrats de 25 cm de côté (0,0625 m²) positionnés aléatoirement. L'ensemble des espèces présentes a été noté ainsi que le pourcentage de recouvrement qu'elles occupent (estimé visuellement).

Pour chaque parcelle, l'abondance de chaque espèce dans les différents types de patches a été calculée en effectuant la moyenne de son recouvrement dans les 25 relevés floristiques réalisés (annexe I).

6. Mesure de la réponse des plantes au pâturage

Pour chacune des deux communautés, la réponse des plantes au pâturage a été évaluée en utilisant leurs coordonnées sur l'axe 1 d'une analyse canonique des correspondances (ACC) réalisée à partir des matrices (i) types de patches*espèces contenant les abondances des espèces et (ii) types de patches* intensités de pâturage. L'utilisation de l'intensité de la pression de pâturage comme seule variable environnementale contraint l'axe 1 à être corrélé à cette variable. Une valeur positive sur l'axe 1 indique que l'abondance de l'espèce augmente le long du gradient de pâturage tandis qu'une valeur négative indique que l'abondance de l'espèce diminue le long du gradient.

7. Mesures des traits

Les traits mesurés sont la surface spécifique foliaire, la hauteur de la plante au stade reproducteur, la teneur en matière sèche des feuilles, la teneur en carbone des feuilles, la teneur en azote des feuilles, la date de floraison et la masse des graines.

Les traits ont été mesurés *in natura* conformément au protocole standard proposé par Cornelissen *et al.* (2003). La surface spécifique foliaire, la teneur en matière sèche des feuilles et la hauteur des plantes ont été mesurées sur 20 individus par espèce. La masse des graines a été mesurée avec au moins 5 lots de 100 graines pour chaque espèce, chaque lot de graines ayant été récolté sur au moins 10 individus différents. La teneur en azote et en carbone des feuilles ont été mesurés (au moins 3 mesures par espèce) après broyage des feuilles de plusieurs individus de manière à avoir une quantité de matière suffisante pour l'analyse. La date de floraison correspond à la date à laquelle environ 50% des individus rencontrés *in natura* sont en fleurs.

Les valeurs de traits utilisées pour les analyses statistiques correspondent à la moyenne des différentes mesures réalisées pour chaque trait et chaque espèce (annexe II).

Tableau 2 : nombre d'espèces pour lesquelles les traits ont été mesurés ou obtenus via une base de donnée (nombre absolu et pourcentage du nombre total d'espèces des communautés). SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, MG: masse des graines, Hrep: hauteur au stade reproducteur, TCF: teneur en carbone des feuilles, TNF: teneur en azote des feuilles, floraison: date de floraison.

communauté mésophile (39 espèces)

	SSF	TMSF	MG	Hrep	TCF	TNF	floraison
mesuré	27	26	14	27	25	25	25
	69.23%	66.67%	35.90%	69.23%	64.10%	64.10%	64.10%
base de donnée	12	12	22	0	0	0	0
	30.77%	30.77%	56.41%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%
total	39	38	36	27	25	25	25
	100.00%	97.44%	92.31%	69.23%	64.10%	64.10%	64.10%

communauté méso-hygrophile (42 espèces)

	SSF	TMSF	MG	Hrep	TCF	TNF	floraison
mesuré	29	30	14	30	25	25	25
	69.05%	71.43%	33.33%	71.43%	59.52%	59.52%	59.52%
base de donnée	13	11	23	0	0	0	0
	30.95%	26.19%	54.76%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%
total	42	41	37	30	25	25	25
	100.00%	97.62%	88.10%	71.43%	59.52%	59.52%	59.52%

Les données relatives à la surface spécifique foliaire, à la teneur en matière sèche des feuilles et à la masse des graines ont été complétées en utilisant la base de donnée LEDA (Knevel *et al.*, 2003).

Suivant les traits, le nombre d'espèces pour lesquelles des valeurs ont été obtenues (via mesures *in situ* ou la base de donnée LEDA) varie entre 59 et 100% des espèces de la communauté (Tab. 2).

8. Analyses statistiques

Le lien entre la réponse des plantes au pâturage et les valeurs de leurs traits a été évalué, pour chaque trait, en calculant le coefficient de corrélation de Pearson et en testant sa significativité (test du coefficient de corrélation de Pearson). Ces analyses ont été réalisées de deux façons : (i) en donnant un poids équivalent à chaque espèce et (ii) en donnant aux espèces un poids proportionnel à leur abondance. Les abondances utilisées pour la pondération correspondent aux recouvrements des espèces dans le patch dans lequel elles présentent leur pic d'abondance (abondance maximale, annexe I). Cette pondération donne donc plus de poids aux espèces capables de faire partie des dominantes sur une partie du gradient.

Les analyses canoniques des correspondances ont été réalisées avec le logiciel CANOCO (Canoco 4.0, Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA). MINITAB software (Minitab 15, Minitab Inc., State College, PA, USA) a été utilisé pour les autres analyses.

Résultats

1. Réponse au pâturage

50 espèces ont été rencontrées dans l'ensemble des relevés floristiques. 39 espèces ont été rencontrées dans la communauté mésophile et 42 dans la communauté méso-hygrophile. 33 espèces sont communes aux deux communautés, 11 sont spécifiques de la communauté mésophile, 8 sont propres à la communauté méso-hygrophile.

La pression de pâturage explique 44.6% et 31.6% de la variation de composition floristique entre types de patches dans les communautés mésophile et méso-hygrophile

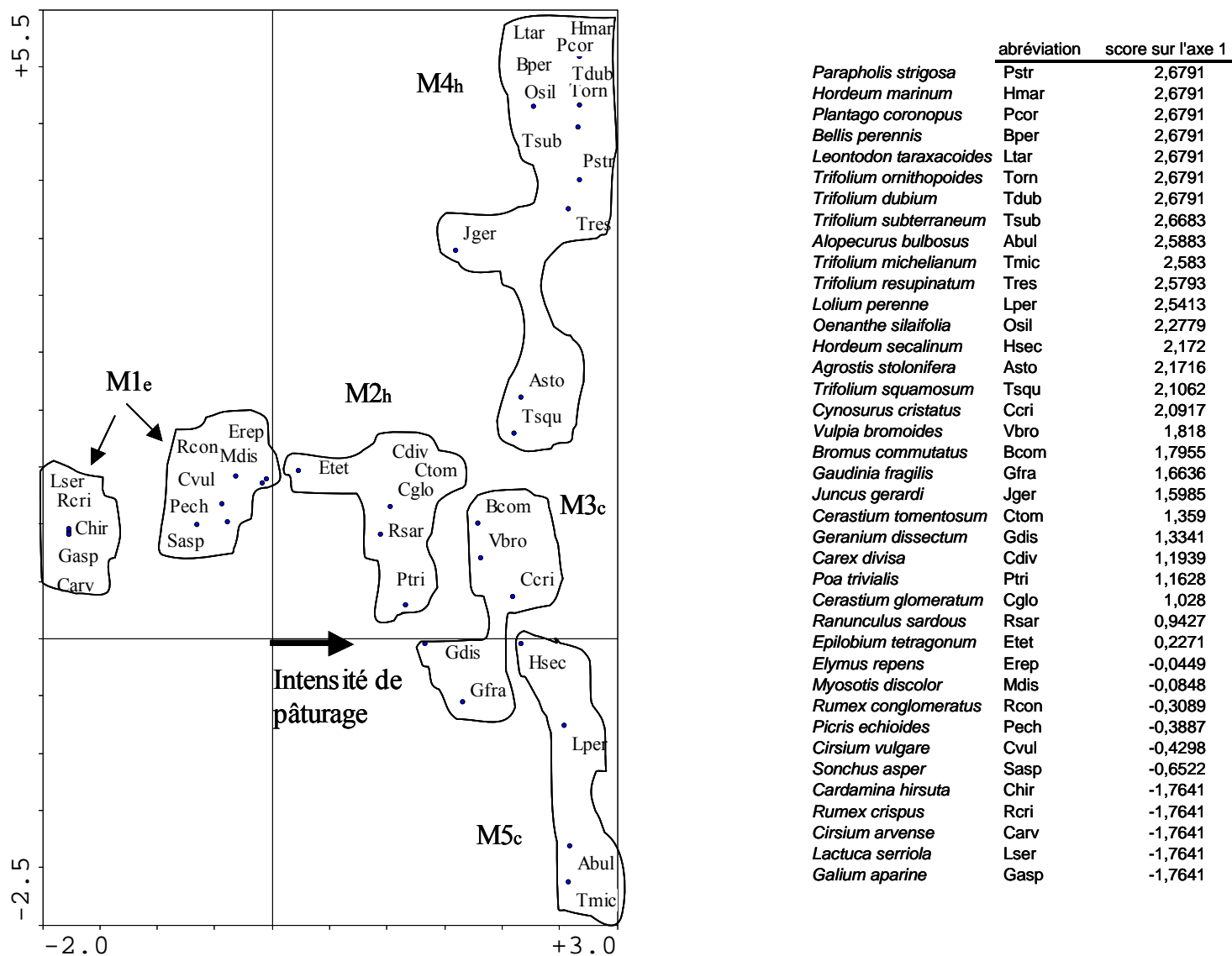


Figure 1 : ACC réalisée à partir des tableaux (i) types de patches*abondances des espèces et (ii) types de patches*intensités de pâturage pour la communauté mésophile. Les espèces ont été regroupées en fonction du type de patch dans lequel elles présentent leur pic d'abondance (M1e, M2h, M3c, M4h et M5c).

respectivement (inertie portée par l'axe 1 de l'ACC contraint à être corrélé à la pression de pâturage; Fig. 1 et 2). Le contraste de pression de pâturage apparaît donc comme un facteur majeur, et probablement le principal, des variations de composition floristique entre les types de patchs le long du gradient de pâturage, et ce, dans les deux communautés étudiées.

Pour la communauté mésophile (Fig. 1), les espèces sont très nettement ordonnées le long de l'axe 1, depuis les espèces les plus défavorisées par le pâturage jusqu'aux espèces les plus favorisées. Du pôle négatif au pôle positif de l'axe 1, on rencontre d'abord un groupe d'espèces rencontrées uniquement en absence de pâturage, puis un groupe d'espèces rencontrées dans plusieurs types de patchs mais dont le pic d'abondance se situe en absence de pâturage (M1e; Fig. 1). On observe ensuite les espèces dont le pic d'abondance se situe dans un des patchs pâturés : d'abord, les espèces dont le pic d'abondance se situe dans le patch le moins pâturé (M2h; Fig. 1), puis celles dont le pic d'abondance se situe dans le patch M3c, plus modérément pâturé, et enfin les espèces dont le pic d'abondance se situe dans les patchs fortement pâturés (M5c et M4h; Fig. 1). Ces dernières se répartissent le long de l'axe 2 qui porte nettement moins d'inertie que l'axe 1 (13,9%). Au pôle négatif de l'axe 2, on trouve les espèces dont le pic d'abondance se situe dans le patch le plus fortement pâturé des enclos bovin (M5c) ; au pôle positif, on observe les espèces les plus abondantes ou uniquement présentes dans le patch le plus fortement pâturé par les équins (M4h).

Pour la communauté méso-hygrophile (Fig. 2), les espèces sont également ordonnées le long de l'axe 1 en fonction du patch dans lequel elles présentent la plus forte abondance. Du pôle négatif au pôle positif de l'axe 1, on observe d'abord les espèces présentes uniquement en absence de pâturage ou dont le pic d'abondance se situe en absence de pâturage (Mh1e; Fig.2), puis celles dont le pic d'abondance se situe en situation de pâturage modéré (Mh2h/c ; Fig.2), et enfin celles dont l'abondance est la plus forte dans les patchs les plus pâturés (Mh3h/c et Mh4h; Fig.2). L'axe 2 qui porte une part importante de l'inertie (20.5%) permet de scinder ce dernier groupe en deux : un groupe formé par les espèces caractéristiques des patchs fortement pâturés dominés par *Hordeum marinum* (Mh3h/c) au pôle négatif ; un groupe constitué des espèces caractéristiques du patch légèrement plus pâturé dominé par *Plantago coronopus* (Mh4h) au pôle positif.

Dans la communauté méso-hygrophile, l'inertie portée par l'axe 1 corrélé à l'intensité de pâturage est moins importante et l'axe 2 porte davantage d'inertie que dans la communauté mésophile. Les contrastes d'intensité de pâturage expliquent donc moins bien les variations de composition floristique dans la communauté méso-hygrophile que dans la communauté mésophile. Cela tient au fait que beaucoup d'espèces de la communauté méso-hygrophile sont

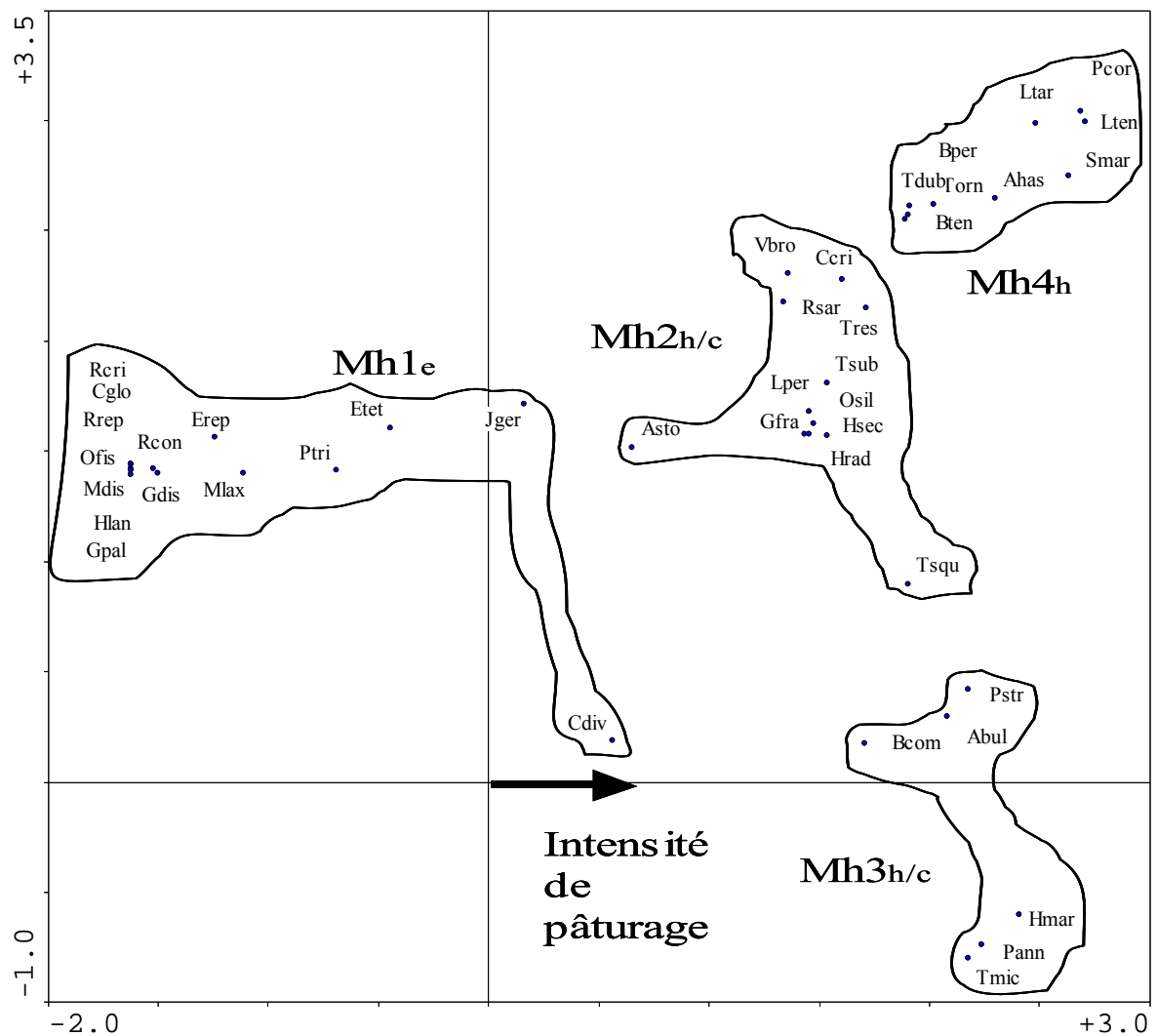


Figure 2 : ACC réalisée à partir des tableaux (i) types de patchs*abondances des espèces et (ii) types de patchs*intensités de pâturage pour la communauté méso-hygrophile. Les espèces ont été regroupées en fonction du type de patch dans lequel elles présentent leur pic d'abondance (Mh1e, Mh2h/c, Mh3h/c, Mh4h).

espèce	abréviation	score sur l'axe 1
<i>Lotus tenuis</i>	Lten	2,7087
<i>Plantago coronopus</i>	Pcor	2,6881
<i>Spergularia marina</i>	Smar	2,6322
<i>Leontodon taraxacoides</i>	Ltar	2,4818
<i>Hordeum marinum</i>	Hmar	2,4064
<i>Atriplex hastata</i>	Ahas	2,3008
<i>Poa annua</i>	Pann	2,2387
<i>Parapholis strigosa</i>	Pstr	2,178
<i>Trifolium michelianum</i>	Tmic	2,1776
<i>Alopecurus bulbosus</i>	Abul	2,0845
<i>Trifolium ornithopoides</i>	Torn	2,0198
<i>Bellis perennis</i>	Bper	1,9091
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	Bten	1,9052
<i>Trifolium squamosum</i>	Tsqu	1,9033
<i>Trifolium dubium</i>	Tdub	1,8911
<i>Trifolium resupinatum</i>	Tres	1,7116
<i>Bromus commutatus</i>	Bcom	1,7085
<i>Cynosurus cristatus</i>	Ccri	1,6075
<i>Trifolium subterraneum</i>	Tsub	1,5365
<i>Hypochoeris radicata</i>	Hrad	1,5365
<i>Oenanthe silaifolia</i>	Osil	1,4735
<i>Gaudinia fragilis</i>	Gfra	1,4548
<i>Lolium perenne</i>	Lper	1,4539
<i>Hordeum secalinum</i>	Hsec	1,4313
<i>Vulpia bromoides</i>	Vbro	1,3591
<i>Ranunculus sardous</i>	Rsar	1,3363
<i>Agrostis stolonifera</i>	Asto	0,6514
<i>Carex divisa</i>	Cdiv	0,5641
<i>Juncus gerardi</i>	Jger	0,1627
<i>Epilobium tetragonum</i>	Etet	-0,4455
<i>Poa trivialis</i>	Ptri	-0,6883
<i>Myosotis laxa</i>	Mlax	-1,1138
<i>Elymus repens</i>	Erep	-1,2416
<i>Geranium dissectum</i>	Gdis	-1,4978
<i>Rumex conglomeratus</i>	Rcon	-1,5222
<i>Holcus lanatus</i>	Hlan	-1,6217
<i>Cerastium glomeratum</i>	Cglo	-1,6217
<i>Myosotis discolor</i>	Mdis	-1,6217
<i>Rumex crispus</i>	Rcri	-1,6217
<i>Ranunculus repens</i>	Rrep	-1,6217
<i>Galium palustre</i>	Gpal	-1,6217
<i>Oenanthe fistulosa</i>	Ofis	-1,6217

présentes sur une grande partie du gradient avec des abondances qui varient peu ou présentent plusieurs pics d'abondance. Il semble également que la faible différence d'intensité de pâturage subie par les types de patches Mh3h/c et Mh4h explique mal leur fort contraste floristique. Toutefois, comme déjà indiqué, la part de la variation de la composition floristique entre types de patches expliquée par les contrastes d'intensité de pâturage est importante dans les deux communautés (44.6% et 31.6%), et le score des espèces le long de l'axe 1 des ACC est un bon indicateur de leur réponse au pâturage.

2. Lien entre les traits des espèces et leur réponse au pâturage

Lorsque l'on donne à toutes les espèces un poids équivalent

Dans la communauté mésophile, lorsque l'on donne aux espèces un poids équivalent, la hauteur au stade reproducteur est corrélée significativement à la réponse des plantes au pâturage. Ce trait explique toutefois une faible part de la variation de la réponse au pâturage entre espèces ($r^2=16\%$). Aucun des autres traits mesurés n'est corrélé significativement à la réponse au pâturage dans la communauté mésophile. Pour la communauté méso-hygrophile, aucun des traits mesurés n'est significativement corrélé à la réponse des plantes au pâturage lorsque l'on donne aux espèces un poids équivalent (Tab. 3).

Lorsque l'on donne aux espèces un poids proportionnel à leur abondance maximale

Par contraste avec les résultats obtenus sans pondération par l'abondance des espèces, davantage de liens significatifs sont observés entre les traits des espèces et leur réponse au pâturage dans les deux communautés lorsque l'on donne aux espèces un poids proportionnel à leur abondance maximale (Tab. 3). Tous les traits sont alors significativement corrélés à la réponse des espèces au pâturage dans au moins une des deux communautés.

La surface spécifique foliaire est corrélée positivement à la réponse au pâturage tandis que la teneur en matière sèche des feuilles, la hauteur, et la teneur en carbone des feuilles sont corrélées négativement à la réponse au pâturage dans les deux communautés. La date de floraison est corrélée négativement à la réponse au pâturage dans la communauté mésophile, et positivement dans la communauté méso-hygrophile. La masse des graines est corrélée positivement à la réponse au pâturage dans la communauté méso-hygrophile. La teneur en azote des feuilles est corrélée positivement à la réponse au pâturage dans la communauté mésophile.

Tableau 3 : relations entre les valeurs des traits des espèces et leur réponse au pâturage. Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation de Pearson (r) et le résultat du test de significativité du coefficient de corrélation Pearson (valeur de p). Les analyses ont été réalisées en donnant aux espèces un poids équivalent (a) ou un poids proportionnel à leur abondance maximale (b). Les résultats significatifs sont en gras. Le nombre d'espèces utilisées pour les analyses (espèces dont les traits ont été mesurés ou obtenus via une base de donnée) est également présenté, en absolu et en pourcentage du nombre total d'espèces (c). SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, MG: masse des graines, Hrep: hauteur au stade reproducteur, TCF: teneur en carbone des feuilles, TNF: teneur en azote des feuilles, floraison: date de floraison.

		a. sans pondération		b. avec pondération	
		Mésophile	Méso-hygrophile	Mésophile	Méso-hygrophile
SSF	r	0.258	-0.02	0.565	0.629
	p	0.112	0.899	<0,001	<0,001
TMSF	r	0.281	0.043	-0.381	-0.552
	p	0.087	0.786	<0,001	<0,001
MG	r	-0.136	-0.052	0.092	0.387
	p	0.429	0.766	0.145	<0,001
Hrep	r	-0.401	-0.253	-0.506	-0.683
	p	0.038	0.176	<0,001	<0,001
TCF	r	0.601	0.094	-0.732	-0.675
	p	0.775	0.655	<0,001	<0,001
TNF	r	0.244	0.171	0.183	-0.069
	p	0.238	0.411	<0,01	0.26
floraison	r	0.188	0.253	-0.166	0.164
	p	0.36	0.256	<0,01	<0,01

c. nombre d'espèces utilisées pour les analyses

Mésophile			Méso-hygrophile	
SSF	39	100%	42	100%
TMSF	38	97.44%	41	97.62%
MG	36	92.31%	37	88.10%
Hrep	27	69.23%	30	71.43%
TCF	25	64.10%	25	59.52%
TNF	25	64.10%	25	59.52%
floraison	25	64.10%	25	59.52%

La capacité des différents traits à expliquer la réponse des espèces au pâturage est très variable. Les différents traits expliquent en effet entre 3% et 54% (r^2) de la réponse des plantes au pâturage.

Dans la communauté mésophile, c'est la teneur en carbone des feuilles qui explique le mieux la réponse des plantes au pâturage (corrélation négative, $r^2=54\%$), suivie de la surface spécifique foliaire (corrélation positive, $r^2=32\%$), de la hauteur au stade reproducteur (corrélation négative, $r^2=26\%$) et de la teneur en matière sèche des feuilles (corrélation négative, $r^2=15\%$). La teneur en azote des feuilles et la masse des graines sont liées beaucoup moins fortement à la réponse au pâturage ($r^2<4\%$).

Pour la communauté méso-hygrophile, la teneur en carbone des feuilles et la hauteur au stade reproducteur expliquent le mieux la réponse au pâturage (corrélation négative, $r^2=46\%$ et 47%), suivies de la surface spécifique foliaire (corrélation positive, $r^2=40\%$), de la teneur en matière sèche des feuilles (corrélation négative, $r^2=30\%$), de la masse des graines (corrélation positive, $r^2=15\%$), et de la date de floraison ($r^2=3\%$).

On peut noter que dans les deux communautés, la teneur en carbone des feuilles, la hauteur au stade reproducteur et la surface spécifique foliaire sont les traits qui expliquent le mieux la réponse des espèces au pâturage. La teneur en matière sèche des feuilles explique également une part importante des contrastes de réponse au pâturage entre espèces dans la communauté méso-hygrophile. La date de floraison, la masse des graines et la teneur en azote des feuilles sont liées beaucoup moins fortement à la réponse au pâturage.

Discussion

Traits de réponse au pâturage en fonction du statut des espèces

Les liens entre les traits des espèces et l'intensité du pâturage apparaissent plus fortement et plus clairement lorsque l'on donne un poids plus fort aux espèces capables de faire partie des dominantes sur une partie du gradient. En effet, lorsque l'on donne aux espèces un poids équivalent, la hauteur est le seul trait à avoir un lien significatif avec la réponse des plantes au pâturage, et seulement dans la communauté mésophile. De plus, ce trait n'explique que 16% (r^2) des différences de réponse au pâturage entre espèces dans la communauté mésophile. Par contraste, en donnant aux espèces un poids proportionnel à leur abondance maximale, la totalité des traits mesurés est liée significativement à la réponse des

espèces au pâturage dans au moins une des deux communautés : La hauteur, la surface spécifique foliaire, la date de floraison, la teneur en matière sèche des feuilles, la teneur en carbone des feuilles dans les deux communautés, la masse des graines dans la communauté méso-hygrophile et la teneur en azote des feuilles dans la communauté mésophile. De plus, le lien entre la hauteur et la réponse au pâturage est alors plus fort dans la communauté mésophile. Si les traits mesurés ne permettent pas de prédire la réponse de l'ensemble des plantes au pâturage, il semble donc possible d'établir malgré tout un lien entre traits et réponse au pâturage dans le cas des espèces les plus abondantes.

Comme proposé par Cingolani *et al.* (2007), ce résultat peut s'expliquer par le fait que les valeurs de traits des espèces dominantes sont plus fortement liées aux conditions environnementales que celles des espèces subordonnées. Cingolani *et al.* (2007) ont proposé que pour une contrainte environnementale ou une perturbation donnée on distingue deux types de filtres : un premier filtre qui détermine la présence/absence des espèces dans la communauté et un second filtre qui détermine leurs abondances, le second filtre étant plus sélectif que le premier. Une large gamme de valeurs de traits peut permettre d'être présent dans une situation donnée alors qu'une gamme plus restreinte permet d'être dominant. Par conséquent, les valeurs de traits des espèces dominantes « correspondent mieux » aux conditions environnementales que celles des espèces subordonnées. De ce fait, le lien entre les traits des espèces et leur réponse à un facteur écologique donné est moins évident et moins fort lorsque l'on considère des espèces peu abondantes.

Dans certains cas, les traits déterminants pour la présence des espèces peuvent être différents de ceux qui en déterminent l'abondance (Cingolani *et al.*, 2007). Dans notre étude, les variations d'abondance des espèces qui restent peu abondantes sur l'ensemble du gradient sont souvent non significatives (résultats non présentés). La réponse au pâturage mesurée pour ces espèces correspond en conséquence davantage à leur réponse en terme de présence/absence qu'en terme d'abondance. Une différence entre les traits qui déterminent la présence des espèces et ceux qui contrôlent leur abondance pourrait donc également expliquer l'absence de lien entre les traits des espèces et leur réponse au pâturage quand on donne un poids équivalent aux espèces.

La méthode utilisée pour caractériser le patron d'abondance des espèces est également à considérer pour interpréter les résultats obtenus. Beaucoup des espèces rencontrées dans les relevés ont des abondances très faibles et ne sont parfois rencontrées que dans quelques relevés. Il est possible que pour certaines de ces espèces, l'échantillonnage réalisé ne soit pas suffisamment intensif pour déterminer leurs réponses au pâturage. Par exemple, une espèce

rencontrée dans un seul relevé réalisé dans un patch fortement pâturé sera classée parmi les espèces qui répondent fortement et positivement au pâturage bien qu'il soit possible qu'elle soit présente mais non échantillonnée dans d'autres types de patchs. La difficulté à estimer la réponse au pâturage des espèces très peu abondantes pourrait donc également expliquer l'absence de lien entre les traits et les patrons d'abondance des espèces peu fréquentes.

Lien entre les traits des espèces dominantes et leur réponse au pâturage

Surface spécifique foliaire

La surface spécifique foliaire (SSF) est liée positivement à la réponse au pâturage dans les deux communautés. Ce résultat est en accord avec la plupart des études ayant testé ce lien (Diaz *et al.*, 2001; Kahmen & Poschlod, 2004; Vesk *et al.*, 2004; Louault *et al.*, 2005; Cingolani *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Golodets *et al.*, 2009). La surface spécifique foliaire est un indicateur de la stratégie d'acquisition des ressources (Westoby, 1998; Weiher *et al.*, 1999; Garnier *et al.*, 2001; Cornelissen *et al.*, 2003). Elle est liée au trade-off entre acquisition rapide (forte SSF) et conservation efficace (faible SSF) des ressources. C'est un bon indice du taux de croissance des plantes (Violle *et al.*, 2007). Westoby (1999) a proposé un modèle de réponse des plantes au pâturage dans lequel la SSF joue un rôle important. Selon ce modèle, il est attendu que les plantes caractérisées par une forte SSF soient favorisées dans des conditions de pâturage non sélectif en raison de leur aptitude à repousser rapidement entre deux épisodes de défoliation.

Hauteur

Nous avons mis en évidence un lien négatif entre la réponse au pâturage et la hauteur des espèces. La hauteur est l'un des traits les plus fréquemment mesurés dans les études relatives au lien entre traits et réponse des plantes au pâturage. La quasi-totalité de ces études montrent un lien négatif entre résistance au pâturage et hauteur (Noy-Meir *et al.*, 1989; Lavorel *et al.*, 1999; Landsberg *et al.*, 1999; Hadar *et al.*, 1999; Sternberg *et al.*, 2000; Diaz *et al.*, 2001; Kahmen & Poschlod, 2004; Pakeman, 2004; Vesk *et al.*, 2004; Louault *et al.*, 2005; Cingolani *et al.*, 2005; de Bello *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 2006; Golodets *et al.*, 2009; Niu *et al.*, 2010). Une faible hauteur peut en effet être avantageuse en situation pâturée car elle permet d'éviter ou de limiter le prélèvement de tissu du à la défoliation. Au contraire, une forte hauteur est avantageuse dans un environnement dans lequel la compétition pour la lumière est intense comme c'est le cas en absence de pâturage dans les milieux

productifs. Le lien entre hauteur et réponse au pâturage peut donc traduire un trade-off entre aptitude à la compétition pour la lumière et aptitude à éviter la défoliation. Le long du gradient d'intensité de pâturage, les plantes de grande taille fortement compétitives pour la lumière tendent à être remplacées par des plantes moins compétitives mais capables de résister au pâturage en raison de leur plus petite taille. Toutefois, des études ont montré une préférence des herbivores pour les espèces de petite taille qui ne sont donc pas nécessairement évitées par les herbivores (Cingolani *et al.*, 2005; Evju *et al.*, 2009). Dans le système prairial étudié, même si les plantes résistantes au pâturage sont caractérisées par une plus faible hauteur, peu d'entre elles sont suffisamment basses pour éviter le pâturage. Il est donc probable que la résistance au pâturage des plantes de petite taille ne résulte pas de leur aptitude à éviter le pâturage mais plutôt de leur capacité de repousser rapidement entre deux épisodes de défoliation et donc d'une stratégie de tolérance au pâturage. Un lien négatif entre la taille des plantes et leur taux de croissance a en effet déjà été montré en prairie pâturée (Diaz *et al.*, 2001; Cingolani *et al.*, 2005; Louault *et al.*, 2005; Evju *et al.*, 2009; Golodets *et al.*, 2009).

Teneur en matière sèche, en carbone et en azote des feuilles

La teneur en matière sèche et la teneur en carbone des feuilles (TMSF et TCF) influencent négativement la palatabilité des plantes (Louault *et al.*, 2005; Evju *et al.*, 2009). De fortes TMSF et TCF peuvent donc permettre un évitement du pâturage. Le lien négatif observé dans cette étude entre les valeurs de ces traits et la réponse des plantes au pâturage indique que la résistance au pâturage n'est pas associée à un évitement du pâturage lié à une faible palatabilité. Au contraire, les plantes dont l'abondance augmente le long du gradient de pâturage sont caractérisées par une plus forte palatabilité que celles dont l'abondance diminue et sont probablement pâturées préférentiellement. Ceci est en accord avec le lien faible mais positif entre la teneur en azote des feuilles, généralement associée à la palatabilité des plantes, et la réponse au pâturage dans la communauté mésophile.

Masse des graines

La masse des graines est un trait généralement associé à l'aptitude à coloniser les trouées générées par les herbivores dans la matrice (Weiher *et al.*, 1999; Westoby, 1998; Cornelissen *et al.*, 2003). Les plantes caractérisées par de petites graines en produisent généralement en plus grand nombre et sont ainsi plus aptes à coloniser ces trouées. On s'attend donc à observer un lien négatif entre la masse des graines et la réponse des plantes au

pâturage. Nos résultats indiquent une absence de lien entre la masse des graines et la réponse des plantes au pâturage dans la communauté mésophile, et un lien positif et faible ($r^2=11\%$) dans la communauté méso-hygrophile. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que ce trait n'explique pas à lui seul la capacité de dispersion des graines. D'autres traits associés à la stratégie de régénération des espèces comme le nombre de graines ou le mode de dispersion des graines peuvent jouer un rôle plus important. Il est également possible que dans le système étudié, la régénération des espèces par voie végétative soit favorisée (voir Benot, 2010).

Date de floraison

La date de floraison est fréquemment présentée comme un indicateur de la réponse des plantes au pâturage (Hadar *et al.*, 1999; Kahmen & Poschlod, 2004; Pakeman, 2004; Peco *et al.*, 2005). Ici, ce lien, bien que significatif, est très faible ($r^2<3\%$). Une floraison précoce est avantageuse si elle permet d'éviter le pâturage. Dans le système étudié, la saison de pâturage s'étend entre avril et décembre, couvrant donc les périodes de floraison de la quasi totalité des plantes. Il n'est donc pas étonnant de ne pas observer de lien fort entre la date de floraison et la réponse au pâturage.

Stratégies favorisées par le pâturage

Dans les milieux fertiles, il est attendu que la résistance des plantes au pâturage soit davantage associée à des stratégies de tolérance contrairement aux milieux plus contraints dans lesquels la résistance au pâturage est généralement associée à des stratégies d'évitement (Coley *et al.*, 1985; Hobbie, 1992; Herms & Mattson, 1992; Briske, 1996). En effet, de fortes contraintes abiotiques, comme un fort stress hydrique, ne sont pas favorables à des plantes caractérisées par une stratégie de tolérance au pâturage, c'est à dire une stratégie d'acquisition rapide des ressources permettant un fort taux de croissance. Dans ce type de milieu, la résistance au pâturage est davantage associée à un évitement du pâturage lié à des mécanismes de défenses chimiques ou physiques, à une faible palatabilité, à une petite taille ou à un port prostré. Au contraire, dans un milieu fertile et productif, le pâturage aura tendance à favoriser des plantes capables de repousser rapidement entre deux épisodes de défoliation. Ces plantes tolérantes au pâturage sont caractérisées par un fort taux de croissance et une forte palatabilité.

Les données disponibles mesurées sur le site (indice de nutrition azoté (INN) moyen de 67, indice de nutrition en phosphore (INP) moyen de 95.6, pic de biomasse de l'ordre de

900 g de matière sèche/m², ainsi que les données présentées par Tournade, 1993) montrent que les prairies étudiées sont plutôt fertiles et conformément aux attendus, la réponse des plantes au pâturage correspond à une stratégie de tolérance. La résistance au pâturage est en effet associée à des traits traduisant un fort taux de croissance (forte SSF). Les plantes favorisées par le pâturage ne semblent pas caractérisées par une plus faible palatabilité. Au contraire, elles sont caractérisées par une plus faible teneur en matière sèche et en carbone des feuilles et une plus forte teneur en azote des feuilles (dans la communauté mésophile), ce qui traduit une plus forte palatabilité. La résistance au pâturage est également associée à une hauteur des plantes plus faible, mais insuffisamment pour permettre un évitement du pâturage. On peut toutefois noter que nos résultats n'excluent pas la possibilité que des stratégies de résistance au pâturage contrastées coexistent. Les contrastes de valeurs de traits entre espèces n'expliquent en effet pas la totalité des différences de réponses au pâturage et ces conclusions ne sont valables que pour les espèces dominantes.

Comparaison de la réponse au pâturage dans les deux communautés

Etant donné le plus fort niveau de contrainte abiotique dans la communauté méso-hygrophile, lié à la salinité du sol et à aux inondations, on pouvait s'attendre à observer des stratégies de résistance au pâturage différentes dans les deux communautés. Une forte proportion des espèces sont communes aux deux communautés même si leurs abondances sont très contrastées. Leurs réponses sont similaires dans les deux communautés et les liens observés entre les traits et la réponse des plantes au pâturage diffèrent peu d'une communauté à l'autre. Le plus fort niveau de contrainte abiotique dans la communauté méso-hygrophile n'apparaît donc pas suffisant pour générer un patron différent de celui observé dans la communauté mésophile. On peut noter que les différences de stress abiotique ne provoquent pas de différences importantes de productivité entre les deux communautés. Elles présentent toutes deux un pic de biomasse proche de 900g de matière sèche/m² (en absence de pâturage).

Annexe I : Pourcentages de recouvrement des espèces dans les différents types de patch de la communauté mésophile et de la communauté méso-hygrophile. Le pic d'abondance des espèces est indiqué en gras.

Communauté mésophile

Communauté méso-hygrophile

	M1e	M2h	M3c	M5c	M4h		Mh1e	Mh2c	Mh2h	Mh3h	Mh3c	Mh4h
<i>Parapholis strigosa</i>					0.85%	<i>Lotus tenuis</i>						0,04%
<i>Hordeum marinum</i>					0.36%	<i>Plantago coronopus</i>			0,35%	0,21%	1,09%	37,10%
<i>Plantago coronopus</i>					0.04%	<i>Spergularia marina</i>				0,83%		3,08%
<i>Bellis perennis</i>					0.24%	<i>Leontodon taraxacoides</i>		0,11%	0,59%			2,98%
<i>Leontodon taraxacoides</i>					0.19%	<i>Hordeum marinum</i>			0,32%	54,60%	46,13%	8,59%
<i>Trifolium ornithopoides</i>					0.43%	<i>Atriplex hastata</i>	0,02%			0,14%		0,23%
<i>Trifolium dubium</i>					0.53%	<i>Poa annua</i>			0,10%	0,55%		0,02%
<i>Trifolium subterraneum</i>				0.06%	0.50%	<i>Parapholis strigosa</i>		8,62%	12,64%	19,97%	20,22%	13,13%
<i>Alopecurus bulbosus</i>				1.43%	0.08%	<i>Trifolium michelianum</i>			0,10%	0,38%		
<i>Trifolium michelianum</i>				0.06%		<i>Alopecurus bulbosus</i>		2,77%	3,23%	6,94%	1,34%	2,49%
<i>Trifolium resupinatum</i>		0.10%			1.50%	<i>Trifolium ornithopoides</i>		1,11%	2,18%	0,16%	0,04%	2,53%
<i>Lolium perenne</i>		0.36%	3.02%	45.20%	16.16%	<i>Bellis perennis</i>		0,96%	0,57%			0,95%
<i>Oenanthae silaifolia</i>		0.40%			1.20%	<i>Bupleurum tenuissimum</i>		0,22%	1,00%			0,61%
<i>Hordeum secalinum</i>		2.84%	12.72%	18.41%	11.72%	<i>Trifolium squamosum</i>		9,55%	4,62%	0,57%	8,55%	2,97%
<i>Agrostis stolonifera</i>	0.34%	6.35%	4.66%	7.85%	18.52%	<i>Trifolium dubium</i>		0,67%	0,77%			0,79%
<i>Trifolium squamosum</i>		1.72%	6.02%	2.59%	8.84%	<i>Trifolium resupinatum</i>		10,46%	10,48%	0,52%	2,63%	3,56%
<i>Cynosurus cristatus</i>		0.92%	11.70%	9.24%	8.56%	<i>Bromus commutatus</i>	0,50%	1,56%	2,17%	0,68%	3,22%	0,44%
<i>Vulpia bromoides</i>		3.84%	13.28%	4.83%	6.17%	<i>Cynosurus cristatus</i>		1,31%	2,20%		0,04%	0,44%
<i>Bromus commutatus</i>		1.38%	7.86%	1.48%	3.73%	<i>Trifolium subterraneum</i>				0,10%		
<i>Gaudinia fragilis</i>		0.30%	0.90%	0.49%		<i>Hypochoeris radicata</i>				0,25%		
<i>Juncus gerardi</i>	0.70%	0.66%	0.16%	0.42%	3.19%	<i>Oenanthae silaifolia</i>		0,11%	0,24%			
<i>Cerastium tomentosum</i>	0.04%	0.12%	0.26%	0.04%	0.12%	<i>Gaudinia fragilis</i>		1,00%	1,44%			
<i>Geranium dissectum</i>	0.30%	3.68%	6.40%	1.09%	0.27%	<i>Lolium perenne</i>		4,50%	3,92%			0,16%
<i>Carex divisa</i>	3.20%	10.80%	9.56%	2.73%	4.92%	<i>Hordeum secalinum</i>	0,06%	14,38%	9,42%	0,06%	0,05%	0,40%
<i>Poa trivialis</i>	0.74%	4.24%	3.04%	1.22%	0.17%	<i>Vulpia bromoides</i>	0,14%	0,22%	0,48%	0,04%	0,14%	0,22%
<i>Cerastium glomeratum</i>	0.14%	0.26%	0.04%	0.15%	0.12%	<i>Ranunculus sardous</i>	0,10%		0,49%	0,11%		0,15%
<i>Ranunculus sardous</i>	3.00%	4.90%	4.12%	1.41%	1.98%	<i>Agrostis stolonifera</i>	0,50%	0,67%	1,37%			
<i>Epilobium tetragonum</i>	0.24%	0.28%			0.04%	<i>Carex divisa</i>	2,16%	1,60%	0,90%	2,11%	0,32%	0,25%
<i>Elymus repens</i>	84.90%	54.30%	15.56%	1.29%	9.35%	<i>Juncus gerardi</i>	85,32%	40,04%	38,80%	12,14%	16,25%	18,83%
<i>Myosotis discolor</i>	1.72%	0.92%	0.60%		0.09%	<i>Epilobium tetragonum</i>	0,22%		0,16%			
<i>Rumex conglomeratus</i>	1.50%	0.93%			0.14%	<i>Poa trivialis</i>	0,72%	0,04%	0,32%			
<i>Picris echioides</i>	0.30%	0.10%	0.10%			<i>Myosotis laxa</i>	0,18%		0,04%			
<i>Cirsium vulgare</i>	0.60%	0.40%				<i>Elymus repens</i>	4,88%		0,71%			0,04%
<i>Sonchus asper</i>	0.40%	0.20%				<i>Geranium dissectum</i>	2,46%	0,12%				
<i>Cardamina hirsuta</i>	0.18%					<i>Rumex conglomeratus</i>	1,14%		0,04%			
<i>Rumex crispus</i>	0.60%					<i>Holcus lanatus</i>	0,10%					
<i>Cirsium arvense</i>	0.70%					<i>Cerastium glomeratum</i>	0,02%					
<i>Lactuca serriola</i>	0.30%					<i>Myosotis discolor</i>	0,38%					
<i>Galium aparine</i>	0.10%					<i>Rumex crispus</i>	0,10%					
						<i>Ranunculus repens</i>	0,20%					
						<i>Galium palustre</i>	0,50%					
						<i>Oenanthae fistulosa</i>	0,30%					

Annexe II : valeurs des traits des espèces (+/- erreur standard). SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, MG: masse des graines, Hrep: hauteur au stade reproducteur, TCF: teneur en carbone des feuilles, TNF: teneur en azote des feuilles, floraison: date de floraison. Les valeurs obtenues à partir de bases de données sont indiquées en gras.

	SSF (m²/kg)	TMSF (mg/g)	Hrep (cm)	MG (mg)	TCF (mg/g)	TNF (mg/g)	floraison (j)
<i>Lolium perenne</i>	26,69 +/- 3,77	227,03 +/- 52,48	67,75 +/- 4,71	1,74 +/- 0,08	400,89 +/- 21,12	29,53 +/- 10,60	146,00
<i>Elymus repens</i>	21,49 +/- 3,07	301,23 +/- 32,97	81,80 +/- 7,99	1,46 +/- 0,02	425,74 +/- 21,12	28,59 +/- 3,60	153,00
<i>Cynosurus cristatus</i>	22,34 +/- 7,27	248,51 +/- 18,57	65,35 +/- 4,89	0,47 +/- 0,03	409,49 +/- 16,57	26,66 +/- 3,75	133,00
<i>Hordeum secalinum</i>	29,26 +/- 4,17	269,10 +/- 36,94	71,10 +/- 4,32	3,68 +/- 0,28	413,06 +/- 18,66	32,83 +/- 1,78	153,00
<i>Agrostis stolonifera</i>	29,28 +/- 4,25	309,95 +/- 28,15	63,55 +/- 5,42	0,08 +/- 0,01	401,17 +/- 20,55	24,89 +/- 2,09	167,00
<i>Poa trivialis</i>	30,07 +/- 8,16	257,22 +/- 38,80	58,95 +/- 8,15	0,22 +/- 0,06	409,47 +/- 16,10	26,79 +/- 8,66	113,00
<i>Vulpia bromoides</i>	30,52 +/- 7,36	254,38 +/- 28,83	47,25 +/- 4,70	0,42	406,15 +/- 9,11	23,57 +/- 4,02	113,00
<i>Gaudinia fragilis</i>	31,28 +/- 4,24	235,35 +/- 24,00	53,80 +/- 5,09		401,71 +/- 29,82	23,35 +/- 1,36	124,00
<i>Bromus commutatus</i>	28,57 +/- 4,66	253,92 +/- 30,56	71,80 +/- 8,12	3,80 +/- 0,77	400,83 +/- 14,63	30,74 +/- 2,38	127,00
<i>Holcus lanatus</i>	34,04	230,18		0,38			
<i>Poa annua</i>	36,43	241,25		0,22			
<i>Carex divisa</i>	13,53 +/- 2,33	230,23 +/- 40,81	49,55 +/- 6,44	1,32 +/- 0,22	410,78 +/- 25,78	32,66 +/- 3,61	91,00
<i>Cardamina hirsuta</i>	27,78	126,00		0,10			
<i>Cerastium glomeratum</i>	35,08 +/- 11,79	57,63 +/- 13,75	25,50 +/- 4,68	0,05	365,93 +/- 7,32	24,36 +/- 3,33	91,00
<i>Cerastium tomentosum</i>	21,39	223,97		0,40			
<i>Geranium dissectum</i>	26,43 +/- 3,99	156,98 +/- 17,80	32,35 +/- 4,31	2,53	420,52 +/- 11,03	34,99 +/- 6,99	106,00
<i>Myosotis discolor</i>	28,79 +/- 6,91	196,97 +/- 29,60	30,00 +/- 6,40	0,19	365,39 +/- 16,38	17,87 +/- 0,22	106,00
<i>Ranunculus sardous</i>	31,36 +/- 4,55	109,90 +/- 18,78	37,80 +/- 7,83	1,33	403,18 +/- 12,30	28,69 +/- 3,94	122,00
<i>Oenanthe silaifolia</i>	15,50 +/- 2,20	188,94 +/- 18,42	45,15 +/- 12,47		391,55 +/- 11,92	29,79 +/- 1,47	122,00
<i>Sonchus asper</i>	24,97	123,67		0,27			
<i>Rumex conglomeratus</i>	22,00	179,00		1,28			
<i>Rumex crispus</i>	24,10	105,00		2,24			
<i>Cirsium arvense</i>	15,40	141,66		1,19			
<i>Cirsium vulgare</i>	15,70	140,72		2,51			
<i>Picris echioides</i>	32,93	129,00		0,69			
<i>Lactuca serriola</i>	16,59	191,00		0,52			
<i>Trifolium subterraneum</i>	31,70 +/- 4,99	141,53 +/- 17,96	14,55 +/- 3,71	5,48	432,20 +/- 14,80	47,16 +/- 6,27	122,00
<i>Trifolium squamosum</i>	35,46 +/- 7,19	158,60 +/- 25,22	30,10 +/- 3,48	1,97 +/- 0,20	424,72 +/- 8,19	51,21 +/- 2,06	127,00
<i>Trifolium resupinatum</i>	35,92 +/- 8,49	146,84 +/- 33,11	30,60 +/- 5,62	0,65	407,19 +/- 29,34	45,69 +/- 6,01	122,00
<i>Parapholis strigosa</i>	26,56 +/- 6,78	261,21 +/- 34,10	32,30 +/- 3,67	0,81 +/- 0,26	388,28 +/- 29,85	24,37 +/- 2,92	160,00
<i>Hordeum marinum</i>	36,05 +/- 8,52	231,97 +/- 32,68	24,15 +/- 3,95	3,59 +/- 0,18	411,70 +/- 8,68	32,35 +/- 2,36	141,00
<i>Alopecurus bulbosus</i>	28,60 +/- 6,68	215,07 +/- 36,71	24,40 +/- 4,82	0,42 +/- 0,03	398,94 +/- 19,67	26,65 +/- 1,46	98,00
<i>Juncus gerardi</i>	10,17 +/- 2,28	256,01 +/- 39,61	44,00 +/- 7,34	0,05 +/- 0,01	423,36 +/- 9,46	27,03 +/- 1,45	127,00
<i>Plantago coronopus</i>	19,02 +/- 3,85	105,92 +/- 13,16	16,50 +/- 3,49	0,11 +/- 0,01	399,19 +/- 74,03	15,60 +/- 3,46	122,00
<i>Bellis perennis</i>	22,77 +/- 3,89	90,96 +/- 18,69	14,70 +/- 2,39	0,15	339,09 +/- 32,19	15,43 +/- 1,57	91,00
<i>Leontodon taraxacoides</i>	18,44 +/- 3,07	155,53	22,05 +/- 3,46	0,58			
<i>Hypochoeris radicata</i>	22,22	116,00		0,70			
<i>Spergularia marina</i>	16,56 +/- 1,51	85,20 +/- 12,62	11,40 +/- 1,88	0,05			
<i>Atriplex hastata</i>	20,98	144,33					
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	33,91	184,52		1,47			
<i>Trifolium ornithopoides</i>	38,69 +/- 10,41	145,98 +/- 36,00	7,80 +/- 2,76	0,67	430,43 +/- 5,11	45,78 +/- 4,24	122,00
<i>Trifolium dubium</i>	25,96	199,50		0,41			
<i>Epilobium tetragonum</i>	15,90			0,10			
<i>Trifolium michelianum</i>	44,47 +/- 4,54	172,96 +/- 11,53	29,35 +/- 4,80				
<i>Galium aparine</i>	34,68	140,00		9,12			
<i>Ranunculus repens</i>	18,94 +/- 4,82	124,58 +/- 23,32	30,77 +/- 4,15	2,45			
<i>Galium palustre</i>	34,14	181,26		0,91			
<i>Myosotis laxa</i>	39,03 +/- 19,69	98,08 +/- 13,57		0,19			
<i>Oenanthe fistulosa</i>	36,63 +/- 1,39	140,03 +/- 13,87	38,75 +/- 10,52	4,77			
<i>Lotus tenuis</i>	23,42	151,31					

CHAPITRE 4 :

Lien entre la structure fonctionnelle des communautés et les processus écosystémiques

Lien entre la structure fonctionnelle des communautés et les processus écosystémiques

Introduction

Dans les systèmes prairiaux, les processus écosystémiques liés aux cycles de la matière peuvent varier fortement dans l'espace et à des échelles très fines comme très larges (Burke *et al.*, 1997; Augustine & Frank, 2001; Corre *et al.*, 2002). La nature et l'intensité de ces processus sont directement liés aux services rendus par les écosystèmes prairiaux et sont des déterminants importants de leur valeur d'usage. Le cycle de l'azote et le cycle du carbone sont notamment directement liés à la productivité et à la qualité de la végétation, et donc à sa valeur agronomique. Dans les écosystèmes prairiaux, les variations des propriétés écosystémiques sont souvent associées aux variations de facteurs liés à la gestion, comme le pâturage ou le régime hydrologique (Neill, 1995; Baldwin & Mitchell, 2000; Posse *et al.*, 2000; Augustine & Frank, 2001; Rossignol *et al.*, 2006). Une bonne compréhension de l'impact de ces facteurs sur les processus écosystémiques peut donc permettre d'adapter les pratiques de gestion aux attentes en terme de services rendus par les écosystèmes. Il convient notamment de s'interroger sur l'importance relative des effets directs de ces facteurs et de leurs effets indirects liés aux modifications de la composition et de la structure de la végétation qu'ils occasionnent (Rush & Oesterheld, 1997; Altesor *et al.*, 2005).

De nombreuses études ont montré que le pâturage est un déterminant important des processus écologiques liés aux cycles de la matière dans les écosystèmes prairiaux (Huntly, 1991; McNaughton *et al.*, 1997; Van Wijnen *et al.*, 1999; Milchunas & Lauenroth, 1993; Frank *et al.*, 2002; Bakker *et al.*, 2004; Rossignol *et al.*, 2006). Le pâturage peut avoir un impact important sur la production primaire (Huntly, 1991; Milchunas & Lauenroth, 1993; Hobbs, 1996; McNaughton *et al.*, 1997; Frank *et al.*, 2002; Singer & Schoeneker, 2002). Cet impact est largement lié à son effet sur le cycle de l'azote qui est souvent un élément limitant la croissance des plantes dans les écosystèmes prairiaux (Vitousek, 1982; Aerts & Chapin III, 2000). L'impact du pâturage sur les flux de matière est très variable. Certaines études rapportent une stimulation des flux de carbone (McNaughton, 1985; Pucheta *et al.*, 1998; Frank *et al.*, 2002; Altesor *et al.*, 2005) et d'azote (Holland & Detling, 1990; McNaughton *et al.*, 1997; Frank & Groffman, 1998; Tracy & Frank, 1998; Rossignol *et al.*, 2006) tandis que d'autres montrent au contraire une inhibition (Rush & Oesterheld, 1997; Biondini, 1998;

Ritchie *et al.*, 1998; van Wijnen *et al.*, 1999). Dans les prairies inondables, le régime hydrologique peut également avoir un impact important sur les propriétés écosystémiques comme les taux de décomposition de la litière, de minéralisation de l'azote, de nitrification et de dénitrification (Lockaby *et al.*, 1996; Neill, 1995; Baldwin & Mitchell, 2000; Oomes *et al.*, 1997; van Oorschot *et al.*, 2000). Suivant les caractéristiques du régime d'inondation, incluant notamment la période, la fréquence ou la durée des inondations, la nature et l'intensité de ces processus peuvent varier fortement.

Les herbivores peuvent influencer directement les flux de carbone et d'azote en réduisant la quantité de litière, en modifiant sa teneur en azote (Polley & Detling, 1989; Green & Detling, 2000; Olofsson & Oksanen, 2002), en facilitant son incorporation dans le sol par piétinement (Zacheis *et al.*, 2002) ou en apportant de la matière organique rapidement minéralisable et mobilisable par les plantes via leurs déjections (Ruess & McNaughton, 1987; Hatch *et al.*, 2000). Ils peuvent également influencer les processus écosystémiques indirectement en modifiant la composition floristique et la structure des communautés végétales (Ritchie *et al.*, 1998; Olofsson & Oksanen, 2002; Semmartin *et al.*, 2004; Altesor *et al.*, 2005). De la même manière, l'inondation peut influencer les processus écosystémiques (i) de manière directe en provoquant des transferts de matière et de nutriments entre le sol et la colonne d'eau (Baldwin & Mitchell, 2000) ou en influençant les propriétés physico-chimiques du sol notamment le potentiel redox et le pH (van Oorschot *et al.*, 2000), et (ii) de manière indirecte en influençant la composition floristique de la végétation (Oomes *et al.* 1997).

Les impacts indirects de facteurs comme le pâturage et l'inondation sont soutenus par de nombreuses études, en conditions contrôlées et *in natura*, qui montrent un lien entre la composition floristique ou la structure des communautés végétales et les processus écosystémiques (Naeem *et al.*, 1994; Hooper & Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997; Hooper *et al.*, 2005; Spehn *et al.*, 2005; Thompson *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 2007; Balvanera *et al.*, 2006; Kahmen *et al.*, 2006; Mokany *et al.*, 2008; Schumacher & Roscher, 2009). Les résultats de ces études sont souvent contradictoires et l'interprétation des résultats fait souvent débat (Aarssen, 1997; Grime, 1997; Huston, 1997). Toutefois, Il semble désormais admis qu'une meilleure compréhension du lien entre la structure des communautés végétales et les processus écosystémiques passe par la caractérisation des communautés en terme de traits fonctionnels (Garnier *et al.*, 2004; Diaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Naeem & Wright, 2003; Vile *et al.*, 2006). Par contraste avec une approche purement taxonomique, l'utilisation de traits reflétant l'effet des plantes sur l'écosystème pour caractériser les

communautés végétales conduit à une compréhension plus mécaniste du lien entre structure et fonctionnement.

Le lien entre les processus écosystémiques et la composition en traits et/ou la distribution des valeurs de ces traits au sein des communautés est généralement appréhendé à travers deux hypothèses principales : l'hypothèse de « mass ratio » (Grime, 1998) et l'hypothèse de « complémentarité » (Tilman, 1997). L'hypothèse de complémentarité propose que des communautés caractérisées par des espèces présentant de fortes dissimilitudes sur le plan fonctionnel optimisent les processus écosystémiques en raison d'une complémentarité dans l'utilisation des ressources (complémentarité de niche) ou en raison d'interactions positives entre espèces (Fridley, 2001; Loreau *et al.*, 2001; Mulder *et al.*, 2001; Tilman *et al.*, 2001). Cette hypothèse est soutenue par des études ayant montré un lien entre diversités spécifique ou fonctionnelle et les processus écosystémiques (Naeem *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1997; Spehn *et al.* 2005; Balvanera *et al.*, 2006). L'hypothèse de « mass ratio » propose que l'effet d'une espèce sur les processus écosystémiques est lié à son abondance et que ces processus sont contrôlés par les traits des espèces dominantes. Bien qu'elle ait reçu moins d'attention que la précédente, cette hypothèse est supportée par plusieurs études qui l'ont testée directement (Garnier *et al.*, 2004; Vile *et al.*, 2006; Mokany *et al.*, 2008). Elle est également soutenue indirectement par de nombreuses études qui montrent l'importance de l'identité des espèces au sein des communautés pour les processus écosystémiques (Hooper & Vitousek, 1997; Altesor *et al.*, 2005; Kahmen *et al.*, 2006; Rossignol *et al.*, 2006). L'hypothèse de complémentarité donne une grande importance à la diversité des traits fonctionnels au sein des communautés tandis que l'hypothèse de mass ratio donne une plus grande importance à l'identité des espèces dominantes. Toutefois, ces deux hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives (Schumacher & Roscher, 2009).

Si beaucoup d'études se sont intéressées aux variations des processus écosystémiques le long de gradients de pâturage et d'inondation, peu d'entre elles ont tenté d'évaluer le lien entre les modifications de la composition ou de la structure des communautés le long de ces gradients et les processus écosystémiques (Rush & Oesterheld, 1997; Altesor *et al.*, 2005). Cette étude a eu pour objectif d'évaluer le lien entre la structure des communautés végétales en terme de traits fonctionnels et les stocks et flux de carbone et d'azote le long de gradients d'intensité de pâturage dans deux communautés soumises à des durées annuelles d'inondation contrastées. La teneur en azote de la végétation, le taux de minéralisation de l'azote, la productivité primaire aérienne, ainsi que certains traits des espèces (surface spécifique foliaire, teneur en matière sèche des feuilles, teneur en azote et en carbone des feuilles, date

de floraison et hauteur) susceptibles d'être liés à leur effet sur les flux de matières ont été mesurés le long de gradients d'intensité de pâturage dans les deux communautés. Pour caractériser de façon synthétique la structure fonctionnelle des communautés, deux types d'indices ont été calculés : (i) le trait agrégé qui correspond à la valeur moyenne d'un trait dans un assemblage d'espèces pondérée par l'abondance des espèces, et (ii) deux indices rendant compte du niveau de dissimilitude des traits des espèces dans un assemblage spécifique (diversité fonctionnelle), les indices de Rao et Mason. L'utilisation de ces deux types d'indices nous a permis de tester les prédictions relatives aux hypothèses de mass ratio et de complémentarité.

Matériels et Méthodes

1. Site d'étude

Cette étude a été conduite dans une prairie humide dans le Marais Poitevin sur la côte atlantique de la France. Ces prairies sont issues de marais poldérisés au moyen âge et sont depuis soumises traditionnellement à un pâturage extensif mixte équins / bovins d'avril à décembre chaque année. Le climat est de type thermo-atlantique à déficit hydrique estival. Le sol est caractérisé par une texture très argileuse et présente un caractère hydromorphe marqué.

2. Modèle biologique

Ces prairies sont caractérisées par un micro relief composé de dépressions et replats séparés par des pentes intermédiaires et qui se répète de nombreuses fois à l'échelle de la prairie. Ce gradient topographique d'une amplitude maximale de 70 cm contrôle la durée annuelle d'inondation. Ces variations topographiques sont associées à une hétérogénéité floristique. Les replats, jamais inondés, sont caractérisés par une communauté mésophile dominée par des graminoides comme *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens* et *Carex divisa*. Les pentes intermédiaires, submergées quelques semaines par an et caractérisées par une forte salinité du sol, sont associées à une communauté méso-hygrophile dominée par des plantes sub-halophiles comme *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus*, *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa*. Les dépressions, inondées environ six mois par an, sont caractérisées par une communauté hygrophile dominée par des espèces tolérantes à la submersion comme *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans* et *Eleocharis palustris*.

Cette étude concerne les communautés mésophile et méso-hygrophile.

3. Dispositif expérimental

Depuis 1995, un dispositif expérimental permettant de contrôler le chargement et la nature des herbivores a été mis en place dans la prairie communale des Magnils-Reigners (250 ha; 46°28'N; 1°13'W) avec pour objectif d'étudier l'impact de différentes modalités de pâturage sur la structure de la végétation. Ce dispositif de 20 hectares est constitué de 10 enclos de un à deux hectares pâturés par des bovins ou des chevaux à différents chargements et de deux exclos. Les trois communautés végétales y sont représentées dans les mêmes proportions : la communauté mésophile occupe 45% de la surface, la communauté hygrophile 40% et la communauté méso-hygrophile 15%.

Pour cette étude, 6 parcelles ont été considérées : deux enclos d'un hectare pâturés par deux vaches (Enclos B2a et B2b), deux enclos de deux hectares pâturés par deux chevaux (Enclos E2a et E2b), et deux exclos non pâturés depuis la mise en place du dispositif. Le chargement moyen est de 852 kg PV/ha pour les enclos bovin et 675 kg PV/ha pour les enclos équin. Le taux moyen de prélèvement de biomasse présente le même ordre de grandeur pour les deux traitements pâturés : 14 kg MS/ha/j pour les enclos bovin et 16 Kg MS/ha/j pour les enclos équin.

4. Gradient de pâturage

Au sein de chacune des trois communautés, des variations de la composition floristique et des abondances relatives des espèces ont été associées à des variations spatiales de l'intensité de la pression de pâturage au sein des parcelles pâturées (*cf chapitre 1*). L'hétérogénéité de la pression de pâturage est en effet à l'origine d'une mosaïque de types de patchs de végétation se répétant plusieurs fois à l'échelle de la prairie. Un suivi de la composition floristique et de la localisation des types de patchs au sein d'enclos pâturés (*cf dispositif expérimental*) de puis 1995 a montré que la localisation et la composition floristique des patchs est relativement stable. Cette stabilité temporelle de la mosaïque végétale est liée à la répétition du même patron spatial d'utilisation de la végétation par les herbivores chaque année, probablement sous l'influence d'un feed-back positif entre intensité de pâturage et qualité de la végétation (Rossignol, 2006). L'arrêt du pâturage conduit à la disparition de la mosaïque en quelques années. Des mesures de la pression de pâturage à laquelle sont soumis chacun des types de patchs, dans les enclos équin et bovin, a permis de les positionner le long d'un gradient de pâturage (*cf tableau 1 du chapitre 3*).

5. Relevés floristiques

25 relevés floristiques ont été réalisés dans chacun des types de patchs au sein de chaque parcelle au mois de Juin 2007, au moment du pic de biomasse, soit 50 relevés dans chacun des deux exclos, 100 relevés dans chacun des deux enclos bovin et 125 relevés dans chacun des deux enclos équin (550 relevés au total). Les relevés ont été effectués au sein de quadrats de 25 cm de côté (0,0625 m²) positionnés aléatoirement. L'ensemble des espèces présentes a été noté ainsi que leurs pourcentages de recouvrements relatifs (estimé visuellement).

6. Traits fonctionnels

Les traits mesurés sont la surface spécifique foliaire (surface rapportée au poids sec), la hauteur au stade reproducteur, la teneur en matière sèche des feuilles, la teneur en carbone des feuilles, la teneur en azote des feuilles et la date de floraison. Ces traits impliqués notamment dans la stratégie d'acquisition des ressources par les plantes (Westoby, 1998; Weiher *et al.*, 1999; Garnier *et al.*, 2004; Cornelissen *et al.*, 2003) sont susceptibles d'être de bons indicateurs de l'effet des plantes sur les paramètres des cycles de l'azote et du carbone.

Les traits ont été mesurés *in natura* (ou sur des plantes récoltées *in natura*) conformément au protocole standard proposé par Cornelissen *et al.* (2003). La surface spécifique foliaire, la teneur en matière sèche des feuilles et la hauteur des plantes ont été mesurées sur 20 individus par espèce. La teneur en azote et en carbone des feuilles a été mesurée (au moins 3 mesures par espèce) après broyage des feuilles de plusieurs individus de manière à avoir une quantité de matière suffisante pour l'analyse. La date de floraison correspond à la date à laquelle environ 50% des individus rencontrés *in natura* sont en fleurs. Pour chaque trait et chaque espèce, les valeurs de traits correspondent à la moyenne des différentes mesures réalisées.

La surface spécifique foliaire, la teneur en matière sèche des feuilles, la hauteur, la teneur en azote des feuilles, la teneur en carbone des feuilles et la date de floraison ont été respectivement mesurées pour 31, 30, 30, 25, 25 et 25 des 50 espèces rencontrées dans l'ensemble des relevés floristiques. Le recouvrement cumulé de l'ensemble des espèces pour lesquelles nous disposons de valeurs de traits représente toujours au moins 80% du recouvrement de chaque relevé floristique.

7. Mesures de structure des communautés

Diversité spécifique

La richesse spécifique, l'indice de diversité de Shannon (H) et l'indice de diversité de Simpson (ou Gini-Simpson; S) ont été calculés pour chaque relevé. Les indices de diversité de Shannon et de Simpson sont des fonctions de l'abondance relative des espèces : $H = -\sum p_i \cdot \ln(p_i)$; $S = 1 / \sum p_i^2$, avec p_i , l'abondance relative de l'espèce i . Ils intègrent les deux composantes de la diversité spécifique : le nombre d'espèce (richesses spécifique) et l'équitabilité des abondances des espèces.

Pour chaque type de patch dans chacune des parcelles, la diversité (richesse spécifique, indice de Shannon ou indice de Simpson) moyenne a été obtenue en calculant la moyenne de la diversité des 25 quadrats échantillonnés.

Diversité fonctionnelle

Deux indices ont été utilisés pour mesurer la diversité fonctionnelle :

Le premier indice utilisé est l'entropie quadratique de Rao ou indice de Rao (Rao, 1982). Il mesure le niveau de dissimilitude attendu en terme de valeur d'un trait entre deux individus pris au hasard dans une communauté. Il se calcule en évaluant les dissimilitudes en terme de valeur d'un trait entre toutes les paires d'espèces possibles, et en effectuant la somme. Cette somme est pondérée par le produit des abondances relatives de ces espèces : $DF(Rao) = \sum \sum d_{ij} \cdot p_i \cdot p_j$ avec d_{ij} , le niveau de dissimilitude en terme de valeur d'un trait entre les espèce i et j , et p_i et p_j les abondances relatives des espèces i et j . Pour les traits quantitatifs, différentes mesures de dissimilitude ont été proposées (Mouillot *et al.*, 2005; Ricotta, 2005; Lepš *et al.*, 2006). Nous avons utilisé $[1 - (\text{le recouvrement des distributions des valeurs d'un trait associées à deux espèces})]$, en considérant que pour chaque espèce les valeurs d'un trait donné suivent une loi normale (Lepš *et al.*, 2006; voir Fig. 1 du chapitre 2). Les distributions des valeurs des traits ont été calculées en utilisant la moyenne et l'écart type des valeurs des traits mesurés pour chaque espèce sur le terrain. Cette mesure de dissimilitude permet d'intégrer la variabilité intra-spécifique des valeurs des traits dans la mesure de la diversité fonctionnelle.

Le second indice utilisé correspond à la variance inter-spécifique des valeurs d'un trait au sein d'une communauté, pondérée par les abondances relatives des espèces (somme des carrés des écarts des valeurs du trait pour chaque espèce à la valeur moyenne du trait dans la

communauté, pondérée par les abondances des espèces) : $DF = \sum p_i [x_i - \text{moy}(x_i)]^2$ avec x_i la valeur du trait associée à l'espèce i , et p_i l'abondance relative de l'espèce i dans la communauté. Cet indice correspond à l'indice proposé par Mason *et al.* (2003) sans la transformation proposée par les auteurs pour borner l'indice entre 0 et 1 (Lepš *et al.*, 2006). Il sera donc qualifié ici d'indice de Mason. Contrairement à l'indice de Rao, l'indice de Mason ne tient compte que des valeurs moyennes des traits des espèces et n'intègre pas les variations intra-spécifiques des valeurs des traits.

Comme les indices de diversité spécifique, les indices de diversité fonctionnelle ont été calculés pour chaque relevé, puis la diversité fonctionnelle (indice de Mason ou indice de Rao) a été calculée pour chaque type de patch dans chaque parcelle en calculant la moyenne de la diversité des 25 quadrats échantillonnés.

Traits agrégés

Le trait agrégé correspond à la moyenne de la valeur d'un trait dans une communauté pondérée par l'abondance des espèces (Garnier *et al.*, 2004) : $\text{Trait.ag} = \sum p_i \cdot T_i$, avec p_i , l'abondance relative de l'espèce i dans la communauté (abondance de l'espèce i / abondance de l'ensemble des espèces pour lesquelles les valeurs de traits sont disponibles) et T_i , la valeur de trait de l'espèce i .

Les valeurs agrégées de chaque trait ont été calculées pour chaque relevé floristique. Les valeurs agrégées des traits ont été calculées pour chaque type de patch dans chacune des parcelles comme la moyenne des 25 relevés effectués.

8. Mesures des propriétés écosystémiques

Cinq propriétés écosystémiques relatives au flux et stocks de carbone et azote ont été mesurées le long du gradient de pâturage dans chacune des deux communautés : la productivité primaire aérienne nette, la productivité primaire aérienne nette spécifique, la biomasse maximale, la teneur en azote de la végétation et le taux de minéralisation net de l'azote dans le sol.

Productivité primaire aérienne nette et spécifique

La production primaire aérienne nette a été estimée pour chaque type de patch par la méthode des exclos mobiles (McNaughton, 1985; Frank, 2007). Elle a été calculée comme la somme des incréments de biomasse aérienne échantillonnée chaque mois de avril à septembre

2007. Pour tenir compte de la biomasse pâturée, la biomasse a été échantillonnée au début et à la fin de chacune des cinq périodes de un mois au sein d'exclos temporaires (une cage de 10m² par type de patch). Les exclos étaient déplacés vers une zone correspondant au même type de patch à la fin de chaque période. Pour chaque type de patch, la biomasse échantillonnée au début et à la fin de chacune des cinq périodes de 1 mois a été prélevée au sein de quatre quadrats de 25 cm de côté positionnés aléatoirement, puis séchée à 65°C pendant 48h et pesée. La productivité primaire aérienne nette a alors été calculée comme la production par unité de surface et par jour.

La productivité primaire aérienne nette spécifique (Garnier *et al.*, 2004; Vile *et al.*, 2006) également appelée « ecosystem efficiency » (Reich *et al.*, 1997) ou « field RGR » (Chapin, 1993) a également été calculée. Il s'agit de la productivité exprimée, non pas par unité de surface, mais par unité de biomasse. Elle se calcule ainsi : $PPANS = [\text{Log}(\text{biomasse finale}) - \text{Log}(\text{biomasse initiale})] / (T_f - T_i)$ avec T_f et T_i , les dates de début et de fin de la période de mesure. En situation pâturée, pour tenir compte de la biomasse prélevée par les herbivores, la biomasse finale est remplacée par la somme de la biomasse initiale et de la production primaire estimée par la méthode des exclos mobiles : $PPANS = [\text{Log}(\text{Production} + \text{Biomasse initiale}) - \text{Log}(\text{Biomasse initiale})] / (T_f - T_i)$.

Biomasse maximale et concentration en azote de la végétation

La biomasse au moment du pic de végétation (mi-juin 2007) a été mesurée au sein d'exclos temporaires placés au niveau de chaque type de patch (1 exclos de 10m² par type de patch et par parcelle) en début de la saison de pâturage. Cette mesure est parfois utilisée comme une estimation de la production primaire (Scurlock *et al.*, 2002). La biomasse a été prélevée au sein de 4 quadrats de 25cm de côté positionnées aléatoirement au sein de chaque exclos temporaire (soit 8 mesures par types de patch). La biomasse a été séchée à 65°C pendant 48h et pesée.

La teneur en azote de la végétation a été mesurée sur deux des quatre échantillons prélevés au sein de chaque exclos temporaire (soit 4 mesures par type de patch) à l'aide d'un auto-analyseur (Perkin-Elmer).

Le patch le plus pâturé des enclos pâturés par des chevaux (M4h) n'a pas fait l'objet des mesures de biomasse maximale, ni des mesures de concentration en azote.

Taux de minéralisation net de l'azote

Les données relatives au taux de minéralisation net de l'azote sont issues d'une étude réalisée par Rossignol *et al.* (2006). Le taux de minéralisation a été mesuré en procédant à 6 incubations successives *in situ* de quatre semaines de avril à septembre par la méthode des « buried bags » (Eno, 1960).

Au début de chaque période de 4 semaines, des échantillons (6 échantillons par type de patch) de sol ont été collectés dans les 10 premiers centimètres du sol puis homogénéisés. Une fraction de chaque échantillon a été ré-enterrée *in situ* dans un sac étanche pour quatre semaines. Chaque échantillon de sol a été agité une heure dans une solution de KCL (1M) puis filtré afin d'extraire l'azote minéral. Les teneur en ammonium ont été obtenues par spectrophotométrie à 625nm. Les teneurs en nitrates ont été obtenues par spectrophotométrie à 543nm après réduction sur une colonne de cadmium. Le taux de minéralisation net de l'azote a été calculé comme la différence entre l'azote minéral dosé à partir des échantillons de sol en début et fin de période d'incubation.

Le taux de minéralisation net de l'azote sur l'ensemble de la période (avril à septembre) a été calculé comme la somme des taux de minéralisation des 6 périodes d'incubation. Les échantillons de sol ont été séchés à 105°C pendant 48h puis pesés pour pouvoir exprimer le taux de minéralisation par unité de masse de sol sec.

9. Analyses statistiques

L'effet du type de communauté et du type de patch sur les paramètres de structure des communautés (diversité spécifique, diversité fonctionnelle, traits agrégées) et les propriétés écosystémiques ont été testées en effectuant des ANOVA hiérarchiques (facteur « type de patch » imbriqué dans le facteur « communauté »).

L'effet du type de patch sur les paramètres de structure et les propriétés écosystémiques a également été testé séparément au sein de chacune des communautés par ANOVA. Lorsque l'effet « type de patch » était significatif, des test post-hoc de Fisher ont été réalisés.

Les corrélations (i) entre paramètres de structure, (ii) entre propriétés écosystémiques et (iii) entre paramètres de structure et propriétés écosystémiques ont été testées à l'aide du test du coefficient de corrélation de Pearson.

L'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel MINITAB (Minitab 15, Minitab Inc., State College, PA, USA).

Résultats

1. Variations des propriétés écosystémiques

Parmi les propriétés écosystémiques mesurées, seule la concentration en azote de la végétation varie significativement entre les deux communautés (Tab. 1; Fig. 1). L'ensemble des types de patchs de la communauté méso-hygrophile sont effectivement caractérisés par des concentrations en azote supérieures à celles observées pour les types de patchs de la communauté mésophile (Fig. 1). Par contraste, l'ensemble des propriétés écosystémiques mesurées varient significativement d'un type de patch à l'autre dans les deux communautés, à l'exception de la concentration en azote de la végétation dans la communauté mésophile (Tabl. 1; Fig.1).

Le taux de minéralisation de l'azote et la productivité primaire spécifique ont tendance à augmenter le long du gradient de pâturage au sein des deux communautés (Fig. 1).

La biomasse maximale diminue fortement le long du gradient de pâturage pour la communauté méso-hygrophile alors qu'elle varie peu et a tendance à augmenter pour la communauté mésophile (Fig. 1).

La concentration en azote de la végétation et la productivité primaire ne suivent pas de patrons clairs le long du gradient de pâturage et ces patrons sont différents dans les deux communautés (Fig. 1).

La biomasse maximale et le taux de minéralisation de l'azote sont corrélés négativement (Tab. 2). Ces deux paramètres suivent effectivement des patrons de variation inverses au sein de la communauté méso-hygrophile et sont moins variables dans la communauté mésophile que dans la communauté méso-hygrophile (Fig. 1). Aucune autre relation significative entre paramètres fonctionnels n'a été constatée (Tab. 2).

2. Variation de la diversité spécifique

Les patrons suivis par les trois indices de diversité spécifique sont très proches (Tab. 3; Fig. 2). La diversité spécifique n'est pas sensible à la nature de la communauté (Tab. 1). En revanche, pour les deux communautés, elle varie significativement d'un type de patch à l'autre (Tab. 1; Fig. 2). Pour les deux communautés, la diversité spécifique est nettement plus élevée dans les patchs pâturés que dans les situations non pâturées. Dans la communauté mésophile, le type de patch le moins pâturé en situation de pâturage bovin et le type de patch le plus pâturé en situation de pâturage équin présentent les plus fortes diversités spécifiques.

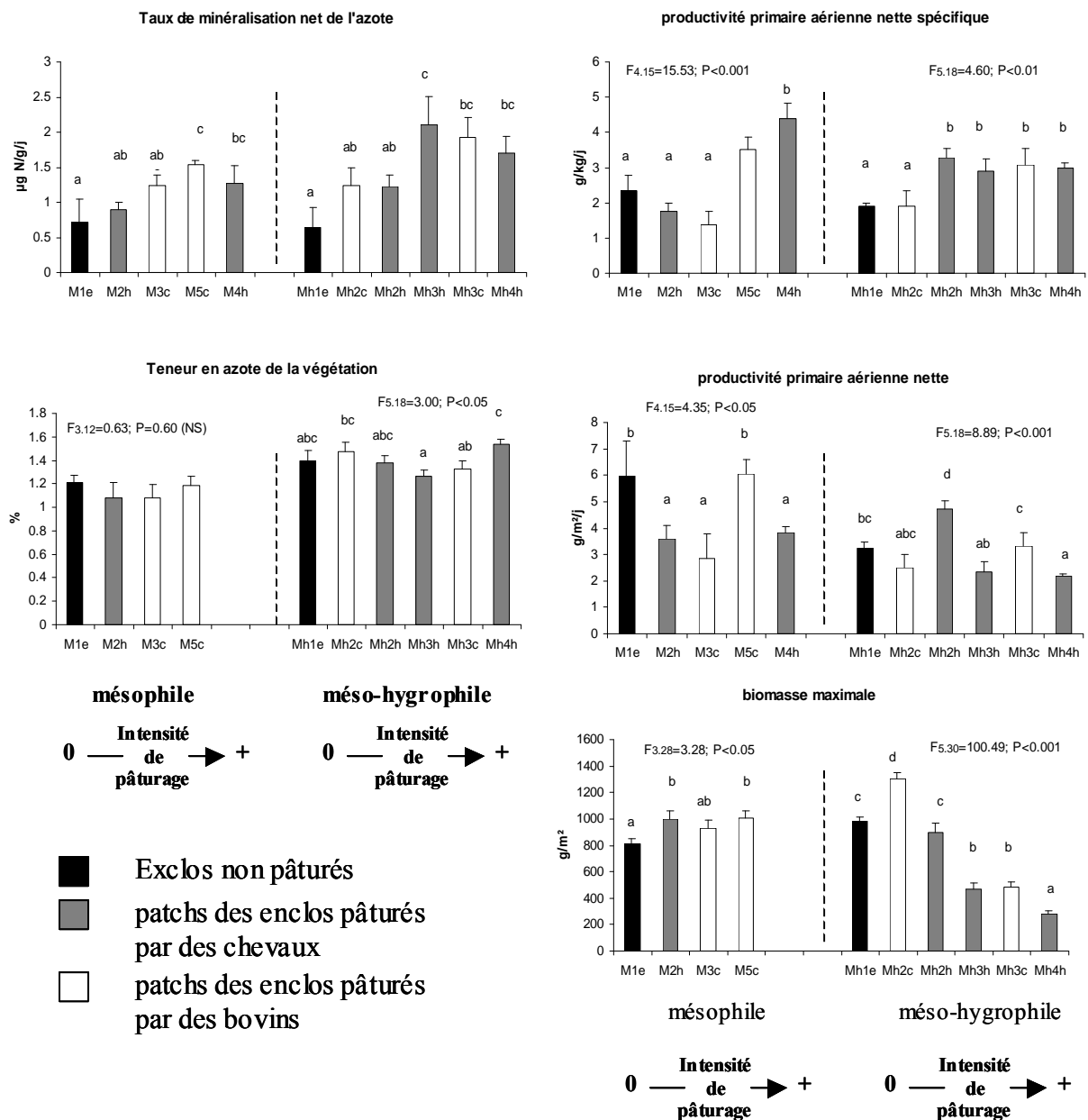


Figure 1 : variations des propriétés écosystémiques le long du gradient de pâturage dans les communautés mésophile et méso-hygrophile. Dans les deux communautés, les patches sont rangés par ordre croissant de pression de pâturage subie. Les résultats des ANOVA sont indiqués (valeurs de F et p). Pour chaque communauté, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre types de patches (tests post-hoc de Fisher).

Pour la communauté méso-hygrophile, les patchs faiblement pâturés en situation de pâturage bovin et équin et le patch le plus pâturé des enclos équin présentent les plus fortes diversités spécifiques.

3. Variation de la diversité fonctionnelle

En dehors de l'indice de Mason relatif à la surface spécifique foliaire, les indices de diversité fonctionnelle calculés ne sont pas sensibles à la nature de la communauté (Tab. 1). En revanche, quel que soit le trait considéré et l'indice utilisé, la diversité fonctionnelle varie significativement d'un type de patch à l'autre au sein des deux communautés (Tab. 1; Fig. 3). On n'observe pas de variation directionnelle de la diversité fonctionnelle le long du gradient de pâturage. Les situations non pâturées sont toujours caractérisées par la diversité fonctionnelle la plus faible. Les valeurs de diversité fonctionnelle sont corrélées significativement et positivement aux valeurs de diversité spécifique (Tab. 4).

Les patrons de variation de la diversité fonctionnelle obtenus avec l'indice de Rao et avec l'indice de Mason sont proches. Les valeurs des deux indices dans les différents types de patchs sont effectivement corrélées significativement avec des coefficients de corrélation allant de 0.79 à 0.94 suivant les traits considérés (Tab. 5).

Avec l'indice de Rao, les patrons de variation de la diversité fonctionnelle sont très peu sensibles au trait considéré. Les valeurs de diversité fonctionnelle sont effectivement corrélées significativement et positivement pour l'ensemble des traits (Tab. 6) avec des coefficients de corrélation allant de 0.71 à 0.93. Avec l'indice de Mason, les patrons observés pour les différents traits sont moins similaires ($0.12 < r < 0.86$) même s'ils sont corrélés significativement dans la majorité des cas (Tab. 7).

4. Variation des valeurs agrégées des traits

Seules les valeurs agrégées de hauteur varient significativement d'une communauté à l'autre (Tab. 1). L'ensemble des types de patchs de la communautés mésophile est effectivement caractérisé par une hauteur supérieure aux types de patchs de la communauté méso-hygrophile (Fig. 4). Par contraste, les valeurs agrégées de l'ensemble des traits varient significativement le long du gradient de pâturage dans les deux communautés, à l'exception de la teneur en azote des feuilles pour la communauté mésophile (Tab. 1; Fig. 4).

Les valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles et de hauteur diminuent significativement le long du gradient de pâturage dans les deux communautés. Les valeurs agrégées de teneur en carbone des feuilles diminuent également, faiblement mais

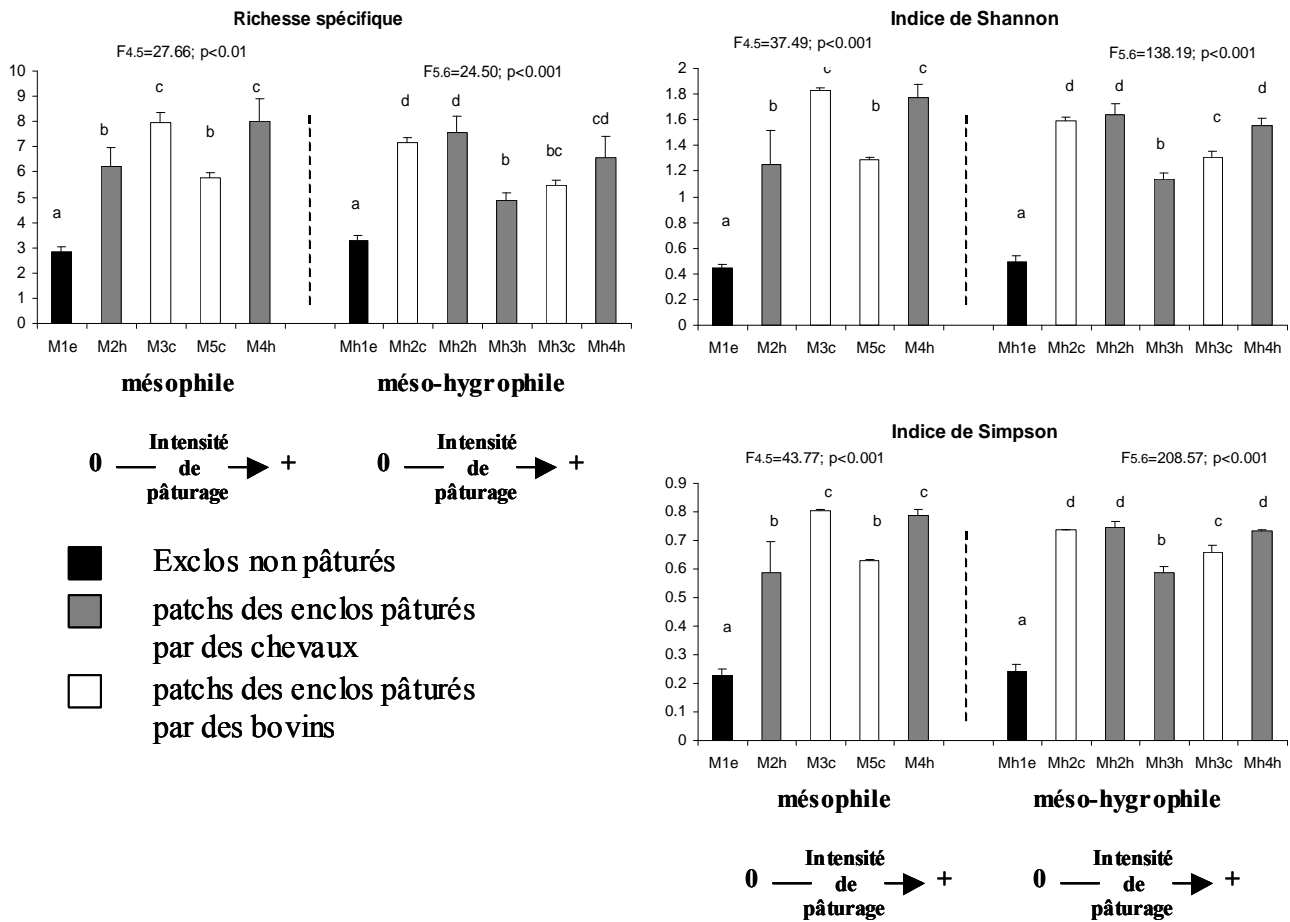


Figure 2 : variations de la diversité spécifique le long du gradient de pâturage dans les communautés mésophile et méso-hygrophile. Dans les deux communautés, les patches sont rangés par ordre croissant de pression de pâturage subie. Les résultats des ANOVA sont indiqués (valeurs de F et p). Pour chaque communauté, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre types de patches (tests post-hoc de Fisher).

significativement, le long du gradient de pâturage. Les valeurs agrégées de ces trois traits sont corrélées significativement et positivement (Fig. 5; Tab. 8).

Les valeurs agrégées de surface spécifique foliaire augmentent le long du gradient de pâturage dans les deux communautés.

Les patrons de variation des valeurs agrégées de date de floraison et de teneur en azote des feuilles sont moins clairs et diffèrent selon les communautés. Les valeurs agrégées de teneur en azote des feuilles sont corrélées significativement aux valeurs agrégées de surface spécifique foliaire (Fig. 5; Tab. 8). Les valeurs agrégées de date de floraison sont corrélées significativement aux valeurs agrégées de surface spécifique foliaire, de teneur en azote des feuilles et de hauteur (Fig. 5; Tab. 8).

5. Lien entre les paramètres fonctionnels et la structure des communautés

La productivité primaire est corrélée positivement aux valeurs agrégées de hauteur et de date de floraison (Tab. 9; Fig. 6). Ces deux traits expliquent une proportion équivalente de la variation de la productivité primaire ($r^2 = 48\%$ et 45%).

La concentration en azote de la végétation est corrélée négativement aux valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles et de hauteur. Ces deux traits expliquent une proportion équivalente de la variation de la productivité primaire ($r^2 = 43\%$ et 48%).

Le taux de minéralisation de l'azote est corrélé positivement aux valeurs agrégées de surface spécifique foliaire et négativement aux valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles, de hauteur et de teneur en carbone des feuilles. Le taux de minéralisation de l'azote est également corrélé positivement à la diversité des valeurs de teneur en carbone et en azote des feuilles mesurée à l'aide de l'indice de Rao (Tab. 9; Fig. 7). Ce sont les valeurs agrégées de teneur en carbone des feuilles qui expliquent le mieux les variations du taux de minéralisation de l'azote ($r^2 = 76\%$), suivies des valeurs agrégées de surface spécifique foliaire ($r^2 = 56\%$). Les autres mesures de structure des communautés significativement corrélées au taux de minéralisation expliquent entre 40 et 49% de ces variations.

La biomasse maximale et la productivité aérienne nette spécifique ne sont corrélées significativement à aucune mesure de structure des communautés.

Aucun des paramètres fonctionnels mesurés n'est corrélé significativement aux mesures de diversité spécifique, ni aux mesures de diversité fonctionnelle calculée avec l'indice de Mason.

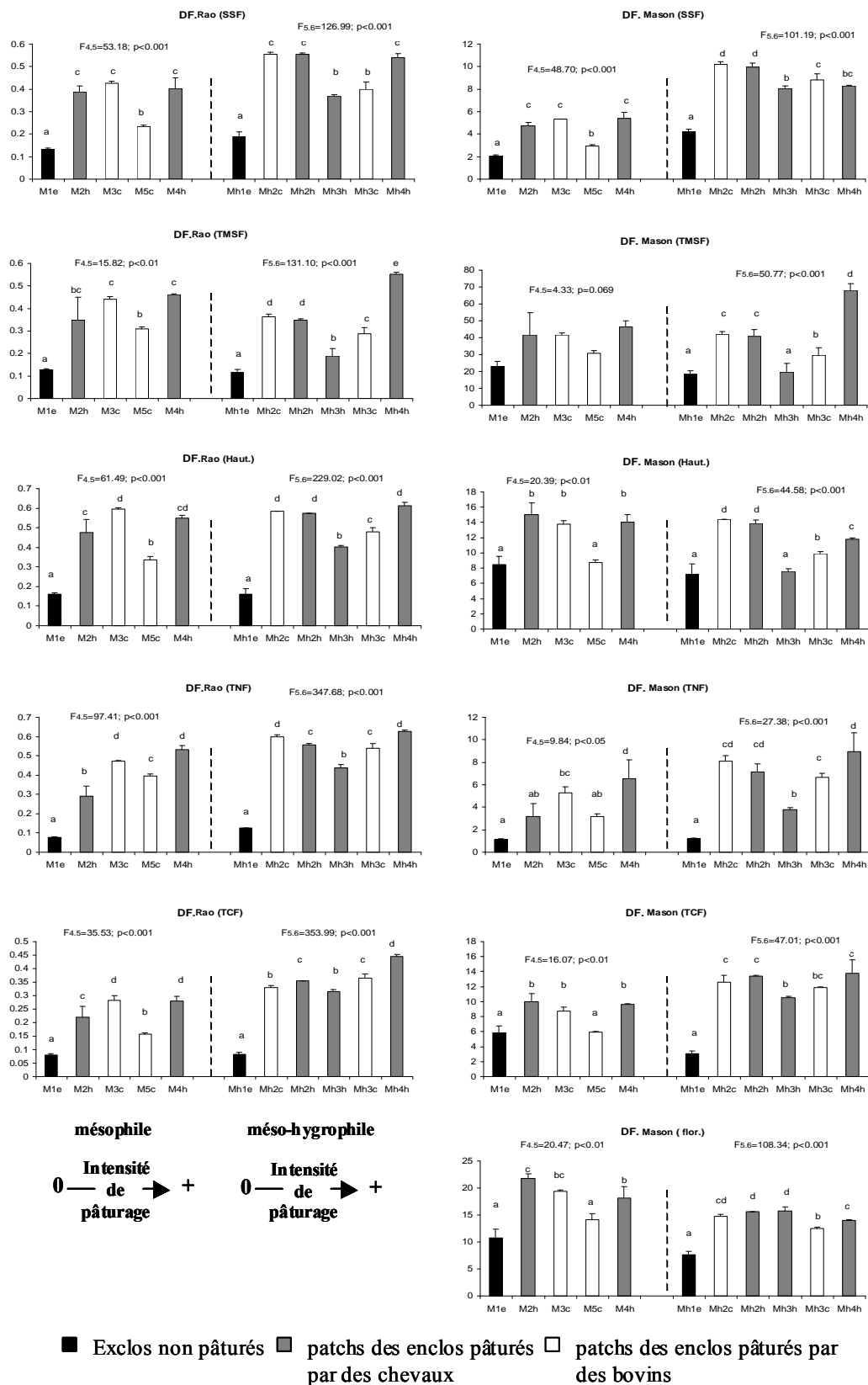


Figure 3 : variations de la diversité fonctionnelle (indices de Rao et de Mason) le long du gradient de pâturage dans les communautés mésophile et méso-hygrophile. Dans les deux communautés, les patchs sont rangés par ordre croissant de pression de pâturage subie. Les résultats des ANOVA sont indiqués (valeurs de F et p). Pour chaque communauté, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre types de patchs (tests post-hoc de Fisher). SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, Haut.: hauteur au stade reproducteur, TNF: teneur en azote des feuilles, TCF: teneur en carbone des feuilles, flor.: date de floraison.

Discussion

La structure fonctionnelle et les propriétés écosystémiques des communautés varient le long des gradients environnementaux.

Au sein des deux communautés, les paramètres de structure des communautés (diversité spécifique, diversité fonctionnelle, traits agrégés) et les propriétés écosystémiques sont très variables d'un type de patch à l'autre. La mosaïque de types de patches rencontrée au sein de chacune des communautés est le résultat de l'hétérogénéité de la pression de pâturage (*cf Chapitre 1*). Il existe donc un lien entre l'hétérogénéité spatiale de la pression de pâturage, de la structure des communautés et des propriétés écosystémiques.

En revanche, la nature de la communauté (mésophile ou méso-hygrophile) influence peu les paramètres de structure et les propriétés écosystémiques. Seule la concentration en azote de la végétation (plus élevée dans la communauté méso-hygrophile), les valeurs agrégées de hauteur des plantes (plus élevées dans la communauté mésophile) et une mesure de diversité fonctionnelle (indice de Mason relatif à la surface spécifique foliaire plus élevé dans la communauté méso-hygrophile) sont influencées par la durée d'inondation. Il est possible que le pâturage auquel sont soumis les deux communautés de manière équivalente (la gamme d'intensités de pâturage rencontrée dans chacune des communautés est à peu près la même) ait un impact fort sur les paramètres de structure et les propriétés écosystémiques qui atténue les contrastes attendus entre communautés.

Variation des paramètres de structure

Traits agrégés

Les valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles, de teneur en carbone des feuilles et de hauteur diminuent le long des gradients de pâturage dans les deux communautés tandis que les valeurs agrégées de surface spécifique foliaire augmentent. On note également une tendance à l'augmentation de la teneur en azote des feuilles dans la communauté mésophile même si elle n'est pas significative. Globalement, cette réponse fonctionnelle de la végétation au pâturage est en accord avec d'autres études réalisées dans des systèmes fertiles (Diaz *et al.*, 2001; Cingolani *et al.*, 2005; Louault *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Golodets *et al.*, 2009).

Tableau 1 : Résultats des ANOVA hiérarchiques testant les effets « communauté » et « type de patch » sur les mesures de structure des communautés et sur les propriétés écosystémiques. SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, Haut.: hauteur au stade reproducteur, TCF: teneur en carbone des feuilles, TNF: teneur en azote des feuilles, flor.: date de floraison, DF: diversité fonctionnelle, ag: valeur agrégée, Bmax: pic de biomasse, PPAN: productivité primaire aérienne nette, PPANS: productivité primaire aérienne nette spécifique, Nmin: taux de minéralisation net de l'azote, [N]: concentration en azote de la végétation.

		F	P
SSF.ag	communauté	0.48	0.506
	patch	70.59	<0.001
TMSF.ag	communauté	4.61	0.06
	patch	24.94	<0.001
Haut..ag	communauté	32.17	<0.001
	patch	49.6	<0.001
TNF.ag	communauté	0.04	0.844
	patch	18.05	<0.001
TCF.ag	communauté	0.23	0.643
	patch	252.8	<0.001
flor..ag	communauté	3.64	0.089
	patch	31.51	<0.001
DF.Rao(SSF)	communauté	2.02	0.189
	patch	82.34	<0.001
DF.Rao(TMSF)	communauté	0.1	0.757
	patch	34.4	<0.001
DF.Rao(Haut.)	communauté	0.18	0.677
	patch	99.76	<0.001
DF.Rao(TNF)	communauté	1.31	0.283
	patch	164.44	<0.001
DF.Rao(TCF)	communauté	2.87	0.124
	patch	92.37	<0.001
DF.Mason (SSF)	communauté	13.01	<0.01
	patch	77.75	<0.001
DF.Mason (TMSF)	communauté	0	0.985
	patch	17.68	<0.001
DF.Mason (Haut.)	communauté	0.43	0.529
	patch	28.77	<0.001
DF.Mason (TNF)	communauté	1.79	0.213
	patch	17.98	<0.001
DF.Mason (TCF)	communauté	2.09	0.182
	patch	35.77	<0.001
DF.Mason (flor.)	communauté	2.35	0.159
	patch	29.03	<0.001
richesse spécifique	communauté	0.09	0.776
	patch	26.13	<0.001
indice de Shannon	communauté	0.01	0.926
	patch	53.97	<0.001
indice de Simpson	communauté	0.01	0.939
	patch	67.95	<0.001
Bmax	communauté	1.16	0.314
	patch	38.88	<0.001
PPAN	communauté	3.66	0.088
	patch	5.19	<0.001
PPANS	communauté	0	0.991
	patch	10.07	<0.001
[N]	communauté	20.47	<0.01
	patch	1.56	0.179
Nmin	communauté		
	patch		

Ces variations peuvent traduire une augmentation de l'abondance des plantes caractérisées par une stratégie de résistance au pâturage, c'est à dire une capacité à repousser rapidement entre deux épisodes de défoliation (*cf chapitre 3*). De fortes surfaces spécifiques foliaires et teneurs en azote des feuilles et de faibles teneurs en matière sèche et en carbone des feuilles sont effectivement des indicateurs d'une stratégie d'acquisition rapide des ressources et d'un fort taux de croissance (Westoby, 1998; Weiher *et al.*, 1999; Garnier *et al.*, 2004; Cornelissen *et al.*, 2003). La diminution des valeurs agrégées de hauteur peut également traduire une augmentation de l'abondance des espèces caractérisées par une stratégie d'évitement du pâturage (Diaz *et al.*, 2001). Toutefois, peu de plantes sont suffisamment basses pour éviter le pâturage dans le système étudié. Une faible hauteur peut être associée à une faible aptitude à la compétition pour la lumière (Weiher *et al.*, 1999; Cornelissen *et al.*, 2003). De ce point de vue, la diminution des valeurs agrégées de hauteur le long du gradient de pâturage n'est pas surprenante dans la mesure où une diminution de l'intensité des interactions compétitives le long de gradients de perturbation a souvent été mise en évidence (Wilson & Tilman, 1993; Wilson & Tilman, 1995; Van der Wal *et al.*, 2000; Suding & Goldberg, 2001).

Diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle ne varie pas de manière directionnelle le long du gradient de pâturage. Le pâturage a malgré tout un impact positif sur la diversité fonctionnelle. En effet, quel que soit le trait utilisé, la diversité fonctionnelle est plus faible dans l'exclos non pâturé que dans les situations pâturées et il existe généralement un plus grand contraste de diversité fonctionnelle entre la végétation non pâturée des exclos et la végétation pâturée des enclos qu'entre types de patches pâturés. Par conséquent, si le pâturage favorise certaines stratégies (comme le montre la variation des valeurs agrégées des traits), il favorise simultanément la coexistence de stratégies contrastées.

La similitude entre les patrons de diversité fonctionnelle obtenus avec les différents traits mesurés peut s'expliquer en partie par des corrélations entre traits. Seules la hauteur et la teneur en matière sèche des feuilles, et la teneur en azote et en en carbone des feuilles sont corrélées significativement à l'échelle spécifique (résultats non présentés). Toutefois, lorsque l'on donne aux espèces un poids proportionnel à leur abondance (corrélation pondérée par l'abondance moyenne des espèces), la plupart des traits sont corrélés à l'échelle spécifique (tous sauf date de floraison et surface spécifique foliaire, et date de floraison et teneur en azote des feuilles; résultats non présentés). Les traits des espèces les plus abondantes sont

Tableau 2 : Relations entre les propriétés écosystémiques mesurées. Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation et le résultat du test du coefficient de corrélation de Pearson (valeur de p). Bmax: pic de biomasse, PPAN: productivité primaire aérienne nette, PPANS: productivité primaire aérienne nette spécifique, Nmin: taux de minéralisation net de l'azote, [N]: concentration en azote de la végétation.

PPAN	r	0.289			
	p	p=0.418			
PPANS	r	-0.473	0.355		
	p	p=0.167	p=0.314		
[N]	r	-0.227	-0.373	0.301	
	p	p=0.529	p=0.288	p=0.398	
Nmin	r	-0.636	-0.361	0.593	0.183
	p	P<0.05	p=0.306	p=0.071	p=0.613
		Bmax	PPAN	PPANS	[N]

Tableau 3 : Relations entre les valeurs des différentes mesures de diversité spécifique. Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation et le résultat du test du coefficient de corrélation de Pearson (valeur de p).

indice de Shannon	r	0.974	
	p	p<0.001	
indice de Simpson	r	0.939	0.990
	p	p<0.001	p<0.001
		richesse spécifique	indice de Shannon

donc corrélés. Lors du calcul des indices de diversité fonctionnelle, les dissimilarités entre les valeurs des traits des espèces (paramètre d_{ij} pour l'indice de Rao ; carré de l'écart à la moyenne pour l'indice de Mason) sont pondérées par les abondances des espèces. Si les traits des espèces les plus abondantes sont corrélés, il n'est pas surprenant que les indices calculés sur la base des différents traits suivent des patrons proches.

La diversité spécifique et la diversité fonctionnelle sont fortement et positivement corrélées. Peu d'études ont examiné de façon comparative les patrons de diversité spécifique et fonctionnelle mais il apparaît que ces deux composantes de la diversité peuvent varier indépendamment (Petchey & Gaston, 2002; de Bello *et al.*, 2006). La symétrie entre les patrons de diversités spécifique et fonctionnelle dans le système étudié laisse penser que les mécanismes à l'origine de la coexistence des espèces reposent sur des différences fonctionnelles entre espèces.

La caractérisation de la diversité fonctionnelle fait souvent débat (Mason *et al.*, 2003; Mouillot *et al.*, 2005; Ricotta, 2005; Leps *et al.*, 2006; Petchey & Gaston, 2006). Le choix des indices les plus appropriés est notamment une question récurrente. Dans cette étude, les deux indices de diversité fonctionnelle utilisés donnent des résultats proches. L'indice de Mason est toutefois caractérisé par de plus fortes variations entre traitements, une moins bonne corrélation à la diversité spécifique, et une plus grande sensibilité au trait utilisé que l'indice de Rao. Comme souligné par de Bello *et al.* (2009), la plus grande « stabilité » de l'indice de Rao peut être liée au fait qu'il est borné entre 0 et 1.

Variation des propriétés écosystémiques

paramètres liés au cycle de l'azote

Les herbivores peuvent avoir un impact important sur les stocks, la distribution spatiale et les flux d'azote dans les écosystèmes (Singer & Schoenecker, 2003; McNaughton *et al.*, 1997). Dans cette étude, le taux de minéralisation net de l'azote augmente le long du gradient de pâturage comme souvent dans les études testant le lien entre minéralisation de l'azote et pâturage (Holland & Delling, 1990; McNaughton *et al.*, 1997; Frank & Groffman, 1998; Tracy & Frank, 1988; Rossignol *et al.*, 2006). Le taux de minéralisation net de l'azote est le résultat de la balance entre le taux de minéralisation brut et l'immobilisation microbienne de l'azote. La stimulation du taux de minéralisation net par les herbivores peut donc s'expliquer par une augmentation de l'activité microbienne (taux brut de minéralisation) et une diminution de l'immobilisation microbienne. L'augmentation de l'activité microbienne

Tableau 4 : Relations entre les valeurs des différentes mesures de diversité spécifique et les mesures de diversité fonctionnelle. Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation et le résultat du test du coefficient de corrélation de Pearson (valeur de p). SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, haut.: hauteur au stade reproducteur, TCF: teneur en carbone des feuilles, TNF: teneur en azote des feuilles, flor.: date de floraison, DF: diversité fonctionnelle, ag: valeur agrégée.

		Richesse spécifique	indice de Shannon	indice de Simpson
DF. Rao (SSF)	p	0.791	0.819	0.828
	r	p<0.001	p=.000	p<0.001
DF. Rao (TMSF)	p	0.842	0.873	0.853
	r	p<0.001	p=.000	p<0.001
DF. Rao (haut.)	p	0.907	0.948	0.950
	r	p<0.001	p=.000	p<0.001
DF. Rao (TNF)	p	0.794	0.882	0.919
	r	p<0.001	p=.000	p<0.001
DF. Rao (TCF)	p	0.648	0.749	0.798
	r	p<0.01	p=.000	p<0.001
DF. Mason (SSF)	p	0.478	0.539	0.585
	r	p<0.05	p=.010	p<0.01
DF. Mason (TMSF)	p	0.665	0.692	0.671
	r	p<0.01	p=.000	p<0.01
DF. Mason (haut.)	p	0.807	0.744	0.693
	r	p<0.001	p=.000	p<0.001
DF. Mason (TNF)	p	0.725	0.790	0.805
	r	p<0.001	p=.000	p<0.001
DF. Mason (TCF)	p	0.622	0.674	0.713
	r	p<0.01	p=.001	p<0.001
DF. Mason (flor.)	p	0.714	0.678	0.662
	r	p<0.001	p=.001	p<0.01

Tableau 5 : Relations entre les valeurs de diversité fonctionnelle mesurées avec l'indice de Rao et avec l'indice de Mason. Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation et le résultat du test du coefficient de corrélation de Pearson (valeur de p). SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, Hauteur: hauteur au stade reproducteur, TCF : teneur en carbone des feuilles, TNF: teneur en azote des feuilles.

	r	p
SSF	0.865	p<0.001
TMSF	0.937	p<0.001
Hauteur	0.788	p<0.001
TNF	0.934	p<0.001
TCF	0.920	p<0.001

sous l'influence des herbivores est souvent expliquée par une amélioration de la qualité de la litière (Olofsson & Oksanen, 2002; Semmartin *et al.*, 2004) ou l'apport d'azote facilement décomposable via les faeces et l'urine (Ruess & McNaughton, 1987; Hatch *et al.*, 2000) ; l'impact négatif du pâturage sur l'immobilisation microbienne peut s'expliquer principalement par une réduction des apports de carbone au sol qui contrôlent la biomasse microbienne (Holland & Detling, 1990; Knops *et al.*, 2002).

Les herbivores peuvent influencer ces mécanismes par des effets directs sur la végétation comme dans le cas de l'apport d'azote via les faeces (Ruess & McNaughton, 1987; Hatch *et al.*, 2000) ou de l'amélioration de la qualité de la litière liée au rajeunissement des tissus (Polley & Detling, 1989; Green & Detling, 2000; Olofsson & Oksanen, 2002). Le pâturage peut également influencer ces mécanismes de manière indirecte via les modifications de la composition et de la structure des communautés, par exemple en favorisant des espèces caractérisées par une forte concentration en azote (Olofsson & Oksanen, 2002; Semmartin *et al.*, 2004), des espèces capables de fixer l'azote atmosphérique par voie symbiotique ou des espèces caractérisées par une biomasse racinaire plus faible qui limite les apports de carbone au sol (Holland & Detling, 1990; Knops *et al.*, 2002). Dans cette étude, le taux de minéralisation est corrélé positivement aux valeurs agrégées de surface spécifique foliaire et négativement aux valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles, de hauteur et de teneur en carbone des feuilles. L'augmentation du taux de minéralisation est donc associée à une augmentation de l'abondance des plantes caractérisées par une stratégie d'acquisition rapide des ressources et par une plus faible hauteur. Ces traits ont également été reliés à la vitesse de décomposition de la litière (Garnier *et al.*, 2004; Cornelissen *et al.*, 1999; Cornelissen *et al.*, 2004; Fortunel *et al.*, 2009) qui peut expliquer une accélération du cycle de l'azote. La surface spécifique foliaire est notamment liée positivement et la teneur en matière sèche des feuilles négativement au rapport lignine /azote (Cornelissen *et al.*, 2004; Fortunel *et al.*, 2009), un indicateur de la vitesse de décomposition de la végétation. D'autre part, la diminution de la hauteur peut être liée à une diminution de la biomasse aérienne, généralement corrélée à la biomasse racinaire en prairie (Yang *et al.*, 2010). L'augmentation du taux de minéralisation de l'azote est donc susceptible d'être influencé par l'impact positif du pâturage sur l'abondance des plantes caractérisées par une biomasse plus faible et une meilleure qualité des tissus.

Les modifications de la diversité fonctionnelle liées au pâturage peuvent également influencer le cycle de l'azote : Hättenschwiler & Gasser (2005) et Hättenschwiler *et al.* (2005) ont montré que la diversité fonctionnelle pouvait avoir un impact sur le taux de décomposition

Tableau 6 : Relations entre les valeurs de diversité fonctionnelle relatives aux différents traits, et calculées avec l'indice de Rao. Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation et le résultat du test du coefficient de corrélation de Pearson (valeur de p). DF: diversité fonctionnelle, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, haut. : hauteur au stade reproducteur, TNF: teneur en azote des feuilles, TCF: teneur en carbone des feuilles.

DF.Rao (TMSF)	r	0.733			
	p	p<0.001			
DF. Rao (haut.)	r	0.931	0.880		
	p	p<0.001	p<0.001		
DF. Rao (TNF)	r	0.884	0.776	0.909	
	p	p<0.001	p<0.001	p<0.001	
DF. Rao (TCF)	r	0.898	0.707	0.876	0.923
	p	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001
		DF. Rao (SSF)	DF. Rao (TMSF)	DF. Rao (haut.)	DF. Rao (TNF)

Tableau 7 : Relations entre les valeurs de diversité fonctionnelle relatives aux différents traits, et calculées avec l'indice de Mason. Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation et le résultat du test du coefficient de corrélation de Pearson (valeur de p). DF: diversité fonctionnelle, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, haut.: hauteur au stade reproducteur, TNF: teneur en azote des feuilles, TCF: teneur en carbone des feuilles.

DF. Mason (TMSF)	r	0.351				
	p	p=0.109				
DF. Mason (haut.)	r	0.357	0.687			
	p	p=0.103	p<0.001			
DF. Mason (TNF)	r	0.782	0.754	0.589		
	p	p<0.001	p<0.001	p<0.001		
DF. Mason (TCF)	r	0.845	0.604	0.560	0.857	
	p	p<0.001	p<0.001	p<0.01	p<0.001	
DF. Mason (flor.)	r	0.123	0.419	0.725	0.263	0.430
	p	p=0.585	p=0.053	p<0.001	p=.238	p<0.05
		DF. Mason (SSF)	DF. Mason (TMSF)	DF. Mason (haut.)	DF. Mason (TNF)	DF. Mason (TCF)

de la litière en influençant les communautés microbiennes et animales du sol ; une complémentarité fonctionnelle entre espèces au niveau de l'utilisation de l'azote du sol peut également entraîner une accélération du cycle de l'azote (Roscher *et al.*, 2008). Ces mécanismes peuvent expliquer le lien observé entre le taux de minéralisation de l'azote et la diversité fonctionnelle relative aux teneurs en azote et en carbone des feuilles.

Comme le taux de minéralisation de l'azote, la concentration en azote de la végétation est corrélée négativement aux valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles et de hauteur. Un plus fort taux de minéralisation de l'azote peut entraîner une plus forte préhension de l'azote par les plantes et par suite une plus forte concentration en azote des tissus végétaux. Ces traits étant liés au taux de minéralisation de l'azote, il n'est pas étonnant qu'ils soient aussi associés à la teneur en azote de la végétation.

Certaines études rapportent un feed-back positif et donc une corrélation entre concentration en azote de la végétation et le taux de minéralisation de l'azote (Wedin & Tilman, 1990; Singer & Schoenecker, 2003; Tracy & Frank, 2002). Ce n'est pas le cas dans cette étude puisque la concentration en azote de la végétation est beaucoup moins variable que le taux de minéralisation et que ces deux paramètres suivent des patrons différents. Ce résultat semble être en désaccord avec l'hypothèse de l'influence de la qualité de la végétation sur le taux de minéralisation de l'azote. Toutefois, la concentration en azote n'est pas le seul facteur qui influence la qualité et la vitesse de décomposition de la végétation. Il est également possible que, comme proposé par Knops *et al.* (2002), la stimulation du taux de minéralisation de l'azote soit d'avantage contrôlée par les apports de carbone au sol (qui contrôlent l'immobilisation microbienne) que par la qualité de la litière.

paramètres liés au cycle du carbone

La production primaire aérienne nette spécifique correspond à la production végétale par unité de biomasse et peut donc être assimilé au taux de croissance de la végétation (« field Relative Growth Rate »; Chapin, 1993). Son augmentation le long du gradient de pâturage peut provenir d'un mécanisme physiologique de réponse des plantes au pâturage qualifié de croissance compensatoire (Belsky, 1986; Semmartin & Oosterheld, 2001). Ce type de mécanisme est plus fréquemment observé dans les milieux fertiles et l'augmentation de la disponibilité de l'azote (cf taux de minéralisation net) peut le favoriser. L'augmentation de la production primaire spécifique peut également résulter des modifications de la structure des communautés, notamment du remplacement des plantes caractérisées par un faible taux de croissance par des plantes ayant un plus fort taux de croissance (Diaz *et al.*, 2001; Cingolani

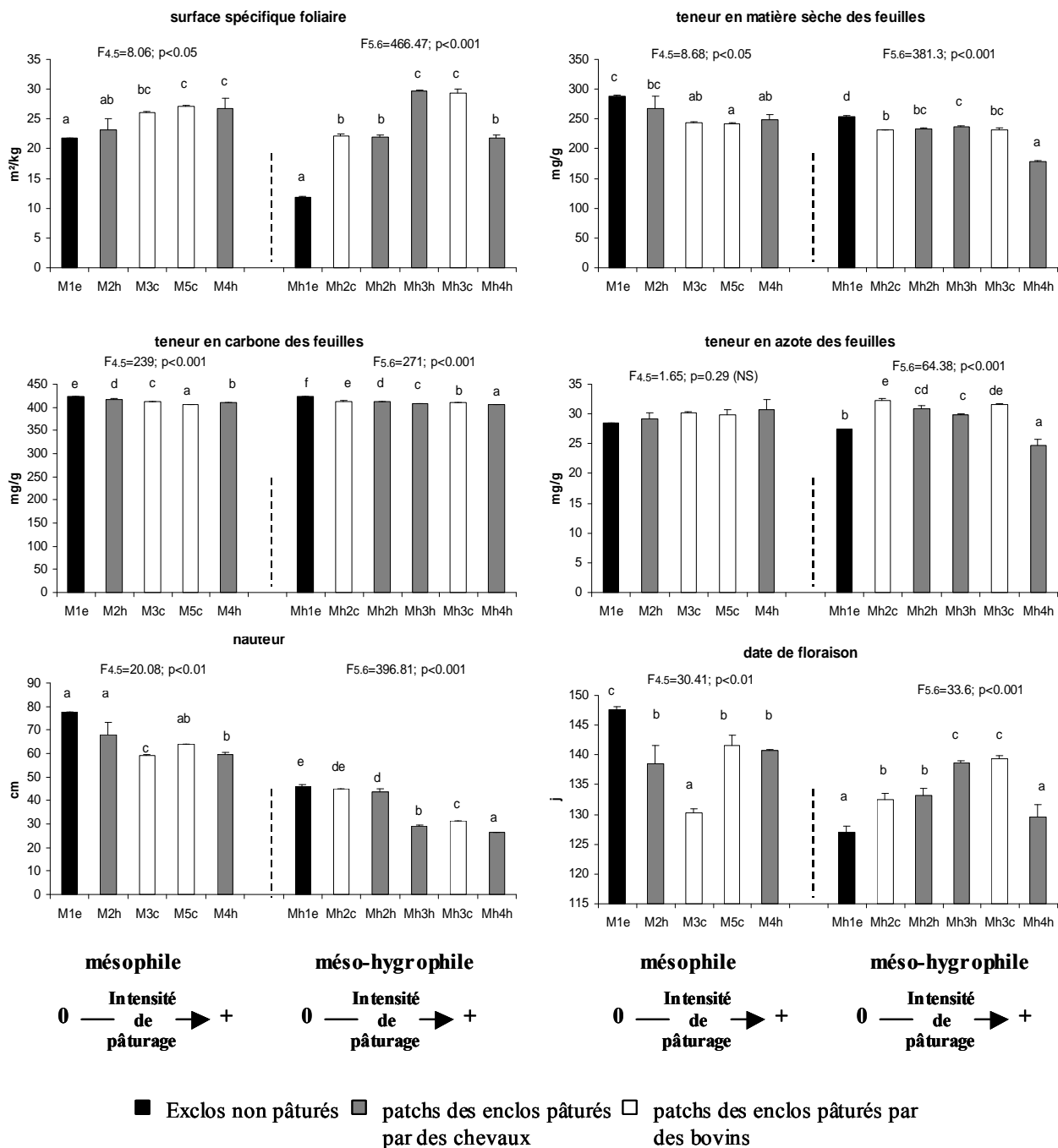


Figure 4 : Variations des valeurs agrégées des traits le long du gradient de pâturage dans les communautés mésophile et méso-hygrophile. Dans les deux communautés, les patches sont rangés par ordre croissant de pression de pâturage subie. Les résultats des ANOVA sont indiqués (valeurs de F et p). Pour chaque communauté, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre types de patches (tests post-hoc de Fisher).

et al., 2005; Louault *et al.*, 2005). L'augmentation de l'abondance des plantes caractérisées par des traits liés à une stratégie d'acquisition rapide des ressources est en accord avec ce résultat même si aucun de ces traits n'est corrélé à la variation de productivité primaire spécifique.

L'augmentation du taux de croissance de la végétation (production primaire spécifique) n'a pas pour conséquence une augmentation de productivité primaire aérienne nette. Dans la communauté mésophile, trois des quatre types de patchs pâturés sont caractérisés par une productivité inférieure à celle de la végétation des exclos. Ce résultat est en accord avec la plupart des études qui montrent une influence négative du pâturage ou de la défoliation sur la productivité primaire (Biondini *et al.*, 1998; Pucheta *et al.*, 1998; Milchunas & Lauenroth, 1993; Ferraro & Oesterheld, 2002). Dans la communauté méso-hygrophile, les variations inter-patchs de la productivité primaire sont plus faibles et ne suivent aucun patron clair. La productivité est liée positivement aux valeurs agrégées de date de floraison et de hauteur. Les patchs les plus productifs sont donc caractérisés par une plus forte abondance de plantes de grande taille à phénologie tardive que les patchs moins pâturés.

La biomasse maximale varie peu dans la communauté mésophile alors qu'elle diminue fortement dans la communauté méso-hygrophile. Elle n'est pas corrélée à la productivité primaire comme on pourrait s'y attendre. La biomasse maximale dépend de la productivité primaire mais également de la biomasse en début de saison de croissance des plantes. Cette biomasse initiale peut varier fortement d'un type de patch à l'autre en fonction notamment du prélèvement de biomasse subi la saison précédente ce qui peut expliquer l'absence de lien entre biomasse maximale et productivité primaire.

A quel point les variations des propriétés écosystémiques résultent-elles des variations de la structure fonctionnelle des communautés ?

Dans le contexte de l'érosion de la biodiversité liée aux changements globaux ou aux modifications d'usage des terres, il est indispensable de s'interroger sur le lien entre composition, structure ou diversité des communautés végétales et les processus écosystémiques, ces processus étant directement liés aux services rendus par les écosystèmes (Hooper *et al.*, 2005).

De nombreuses études expérimentales ont montré un impact de la structure spécifique ou fonctionnelle des communautés sur des paramètres du cycle de l'azote ou du carbone

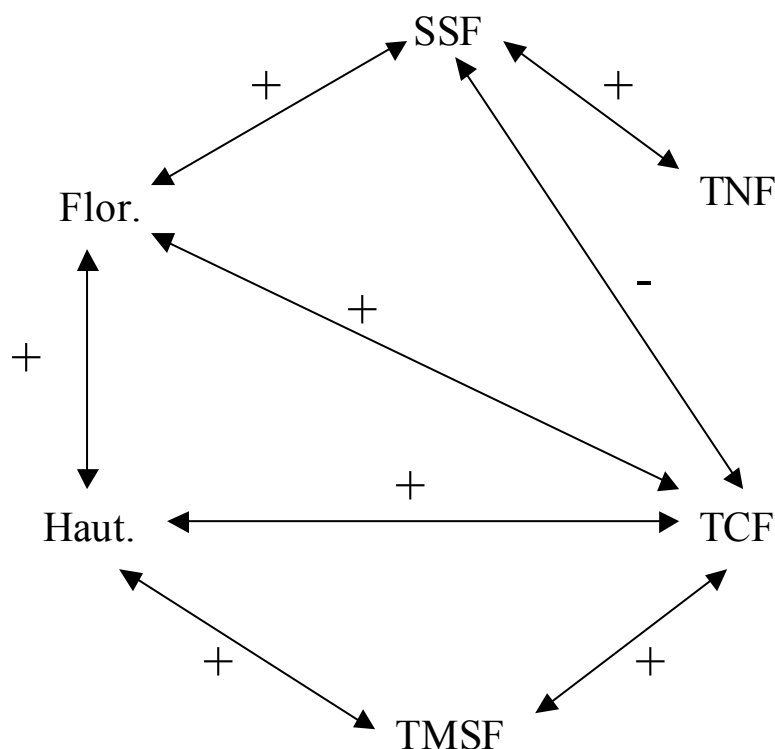


Figure 5 : Relations entre les valeurs agrégées des différents traits mesurés. SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, Haut.: hauteur au stade reproducteur, TNF: teneur en azote des feuilles, TCF: teneur en carbone des feuilles, flor.: date de floraison.

Tableau 8 : Relations entre les valeurs agrégées des différents traits mesurés. Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation et le résultat du test du coefficient de corrélation de Pearson (valeur de p). SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, Haut.: hauteur au stade reproducteur, TNF: teneur en azote des feuilles, TCF: teneur en carbone des feuilles, flor.: date de floraison, ag: valeur agrégée.

TMSF.ag	r	-0.133				
	p	p=0.556				
Haut.ag	r	-0.110	0.794			
	p	p=0.626	p<0.001			
TNF.ag	r	0.474	0.265	0.115		
	p	p<0.05	p=0.232	p=0.609		
TCF.ag	r	-0.684	0.728	0.525	-0.072	
	p	p<0.001	p<0.001	p<0.05	p=0.749	
flor.ag	r	0.491	0.564	0.513	0.240	0.049
	p	p<0.05	p<0.01	p<0.05	p=0.283	p=0.829
		SSF.ag	TMSF.ag	Haut.ag	TNF.ag	TCF.ag

(Naeem *et al.*, 1994; Hooper & Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997; Tilman *et al.*, 2001; Spehn *et al.*, 2005) . Elles sont cependant souvent critiquées à cause de l'aspect immature et artificiel des assemblages spécifiques dont l'influence est testée et à cause des manipulations constantes nécessaires au maintien de ces assemblages (Hooper *et al.*, 2005; Thompson *et al.*, 2005). Il est donc nécessaire de comparer ces résultats à ceux d'expérimentations menées *in natura* (Mokany *et al.*, 2008; Schumacher & Roscher, 2009). Cependant, *in natura*, la diversité co-varie avec de nombreux facteurs écologiques (gradients de contraintes ou de perturbations) et les effets respectifs sur les processus écosystémiques de la structure des communautés et des facteurs environnementaux sont difficiles à séparer (Huston, 1997). C'est le cas dans cette étude. La mise en évidence d'un lien significatif entre un paramètre de structure des communautés et une propriété écosystémique n'implique pas nécessairement une relation de cause à effet. La comparaison entre les résultats obtenus et les attentes relatives aux théories reliant structure des communautés et fonctionnement écosystémique peut toutefois permettre d'évaluer à quel point les patrons observés sont en accord avec ces théories. De plus, Rossignol *et al.* (en préparation) ont montré sur le site d'étude que les modifications des propriétés écosystémiques de la végétation (teneur en azote et productivité primaire) liées à une mise en exclos temporaire (10 semaines) étaient très faibles comparées aux différences entre types de patchs ce qui supporte l'hypothèse d'une influence plus importante de la structure des communautés que des effets directs du pâturage sur les propriétés écosystémiques.

Le taux de minéralisation de l'azote est corrélé positivement aux valeurs agrégées de surface spécifique foliaire, négativement aux valeurs agrégées de teneur en matière sèche des feuilles, de hauteur et de teneur en carbone des feuilles, et positivement à la diversité fonctionnelle relative à la teneur en azote et en carbone des feuilles. Le reste des relations significatives entre paramètres de structure des communautés et propriétés écosystémiques sont associées à la production primaire et à la concentration en azote de la végétation et implique des traits agrégés. La productivité est liée positivement aux valeurs agrégées de date de floraison et de hauteur. La concentration en azote de la végétation est liée négativement à la teneur en matière sèche des feuilles et à la hauteur.

Le nombre de relations significatives entre paramètres de structure des communautés et propriétés écosystémiques est faible (8/30 pour les traits agrégés; 2/55 pour la diversité fonctionnelle; 0/15 pour la diversité spécifique). La grande majorité des relations significatives est associée aux traits agrégés (8/10) et au taux de minéralisation de l'azote (6/10).

Tableau 9 : Relations entre les paramètres fonctionnels et les différentes mesures de structure des communautés (traits agrégés, diversité spécifique, diversité fonctionnelle). Les paramètres présentés sont le coefficient de corrélation et le résultat du test du coefficient de corrélation de Pearson (valeur de p). SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, MG: masse des graines, Haut.: hauteur au stade reproducteur, TCF: teneur en carbone des feuilles, TNF: teneur en azote des feuilles, flor.: date de floraison, DF: diversité fonctionnelle, ag: valeur agrégée, Bmax: pic de biomasse, PPN: productivité primaire aérienne nette, PPANS: productivité primaire aérienne nette spécifique, Nmin: taux de minéralisation net de l'azote, [N]: concentration en azote de la végétation.

		Bmax	PPAN	PPANS	[N]	Nmin
SSF.ag	r	-0.342	-0.004	0.378	-0.378	0.773
	p	p=0.334	p=0.991	p=0.282	p=0.282	p<0.01
TMSF.ag	r	0.499	0.566	-0.390	-0.656	-0.632
	p	p=0.142	p=0.088	p=0.266	p<0.05	p<0.05
Haut.ag	r	0.596	0.696	-0.378	-0.691	-0.705
	p	p=0.069	p<0.05	p=0.282	p<0.05	p<0.05
TNF.ag	r	0.494	0.116	-0.038	-0.248	0.138
	p	p=0.146	p=0.751	p=0.917	p=0.490	p=0.703
TCF.ag	r	0.468	0.253	-0.610	-0.176	-0.893
	p	p=0.173	p=0.480	p=0.061	p=0.626	p<0.01
flor.ag	r	-0.060	0.669	0.317	-0.471	0.064
	p	p=0.870	p=0.035	p=0.373	p=0.169	p=0.860
DF.Rao (SSF)	r	-0.094	-0.578	0.060	0.422	0.406
	p	p=0.796	p=0.080	p=0.868	p=0.224	p=0.244
DF.Rao (TMSF)	r	-0.162	-0.381	0.026	0.166	0.320
	p	p=0.654	p=0.277	p=0.943	p=0.646	p=0.368
DF. Rao (haut.)	r	-0.107	-0.523	0.012	0.187	0.453
	p	p=0.768	p=0.121	p=0.975	p=0.604	p=0.189
DF. Rao (TNF)	r	-0.235	-0.482	0.324	0.413	0.690
	p	p=0.513	p=0.159	p=0.361	p=0.235	p<0.05
DF. Rao (TCF)	r	-0.472	-0.604	0.287	0.442	0.698
	p	p=0.168	p=0.065	p=0.422	p=0.200	p<0.05
DF. Mason (SSF)	r	-0.198	-0.598	0.219	0.613	0.529
	p	p=0.584	p=0.068	p=0.544	p=0.060	p=0.116
DF. Mason (TMSF)	r	-0.201	-0.346	0.025	0.330	0.162
	p	p=0.578	p=0.327	p=0.946	p=0.351	p=0.656
DF. Mason (haut.)	r	0.359	-0.243	-0.358	-0.071	-0.141
	p	p=0.309	p=0.499	p=0.310	p=0.845	p=0.697
DF. Mason (TNF)	r	-0.232	-0.501	0.224	0.564	0.515
	p	p=0.520	p=0.140	p=0.533	p=0.089	p=0.128
DF. Mason (TCF)	r	-0.327	-0.466	0.261	0.403	0.555
	p	p=0.356	p=0.174	p=0.466	p=0.249	p=0.096
DF. Mason (flor.)	r	0.123	-0.209	-0.249	-0.537	0.162
	p	p=0.736	p=0.562	p=0.489	p=0.110	p=0.655
richesse spécifique	r	0.184	-0.509	-0.208	0.399	0.156
	p	p=0.610	p=0.133	p=0.565	p=0.253	p=0.668
indice de Shannon	r	0.164	-0.462	-0.087	0.405	0.253
	p	p=0.650	p=0.178	p=0.810	p=0.246	p=0.480
indice de Simpson	r	0.102	-0.436	0.028	0.420	0.334
	p	p=0.780	p=0.208	p=0.939	p=0.227	p=0.346

Le plus grand nombre de relations significatives observé avec les mesures de traits agrégés qu'avec celles de diversité fonctionnelle soutient l'idée que l'identité des espèces dominantes a plus d'influence sur les processus écosystémiques que la diversité fonctionnelle comme proposé par l'hypothèse de mass-ratio (Grime, 1998). Cependant, le taux de minéralisation de l'azote est associé à la fois à des mesures de traits agrégés et de diversité fonctionnelle ce qui laisse penser que la diversité fonctionnelle peut également avoir de l'importance comme proposé par l'hypothèse de complémentarité (Tilman, 1997).

Le fait que certaines propriétés écosystémiques sont mieux expliquées que d'autres par les paramètres de structure peut être lié au fait que les processus écosystémiques ne sont pas tous influencés de manière équivalente par la structure des communautés. Cela peut aussi être lié au fait que les traits mesurés pour cette étude reflètent mieux l'influence des espèces sur certaines propriétés écosystémiques que sur d'autres.

Conclusion

Cette étude a montré que le pâturage, et dans une moindre mesure l'inondation, influencent (i) la structure fonctionnelle des communautés et (ii) les propriétés écosystémiques des communautés végétales prairiales. De plus, un lien existe entre les variations de certains paramètres de structure des communautés et certaines propriétés écosystémiques. La mise en évidence de tels liens est en accord avec les théories reliant composition, structure ou diversité des communautés et processus écosystémiques. Toutefois ce lien doit être interprété avec prudence dans la mesure où il peut être le résultat d'une co-variation des paramètres de structure et des processus écosystémiques le long des gradients environnementaux sans lien de cause à effet. Qu'il s'agisse d'une relation de cause à effet ou d'une co-variation le long des gradients, ce lien entre la structure des communautés et les processus écosystémiques présente un grand intérêt dans la mesure où il peut être utilisé pour la construction d'indices basés sur la structure des communautés permettant d'évaluer la nature et l'intensité de processus écosystémiques liés à la valeur d'usage des prairies.

Les traits mesurés pour cette étude sont liés aux stratégies d'acquisition des ressources par les plantes ou aux aptitudes compétitives des plantes (*cf chapitre 3*). Différentes études ont montré qu'ils pouvaient être liés (i) à la réponse des plantes aux contraintes environnementales ou aux perturbations et (ii) à l'effet des plantes sur les propriétés écosystémiques (Diaz *et al.*, 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Garnier *et al.*, 2004; Mokany *et al.*, 2001; Schumacher & Roscher, 2009). Le lien entre les facteurs environnementaux et la structure fonctionnelle des communautés ou celui entre structure fonctionnelle et propriétés

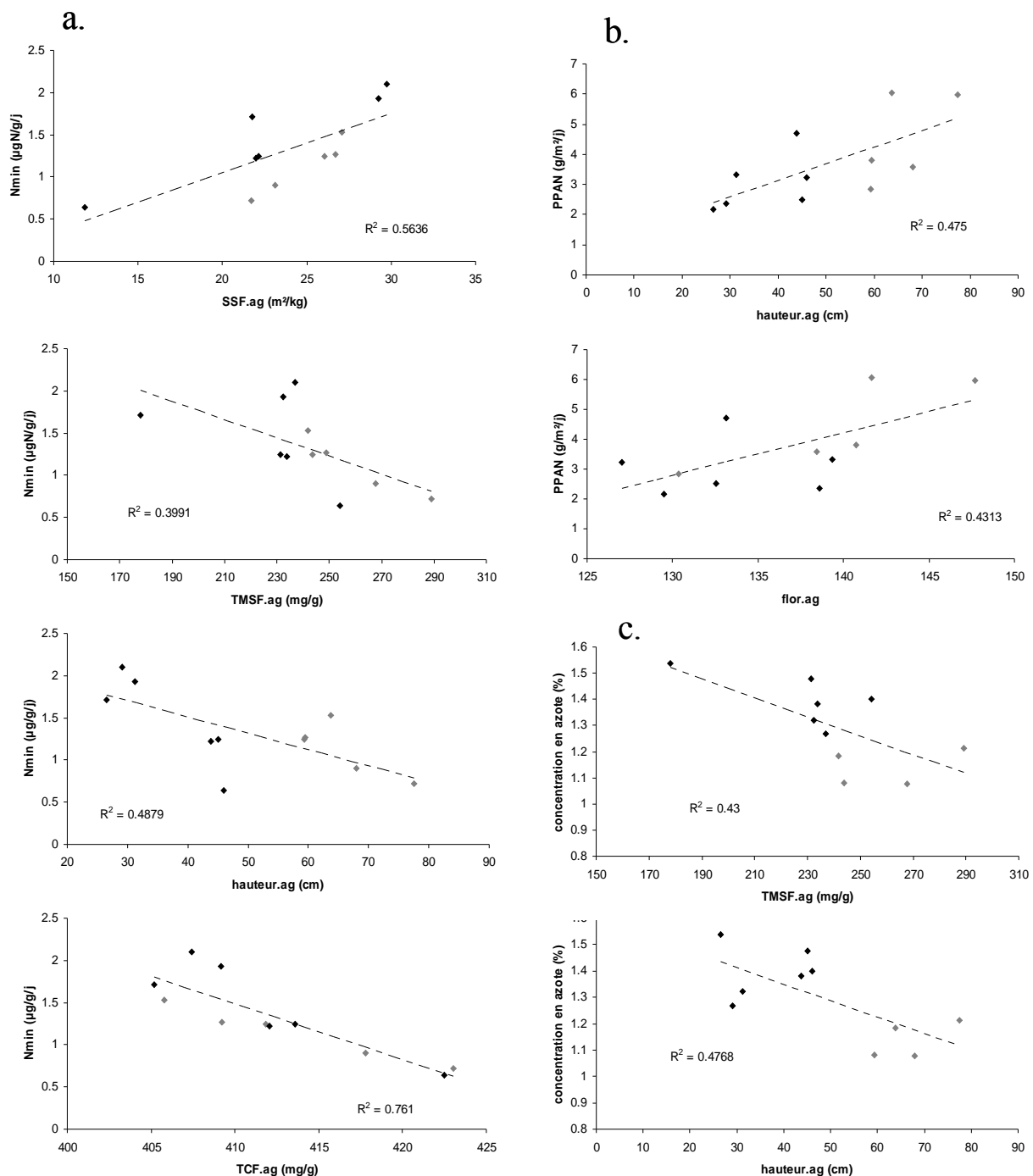


Figure 6 : Liens entre les valeurs agrégées des traits et les propriétés écosystémiques. Seuls les cas pour lesquels la corrélation est significative sont représentés (a: taux de minéralisation net de l'azote, b: productivité primaire aérienne nette, c: concentration en azote de la végétation). Les points en noirs correspondent aux patches de la communauté méso-hygrophile, les points en gris aux patches de la communauté mésophile. SSF: surface spécifique foliaire, TMSF: teneur en matière sèche des feuilles, Haut.: hauteur au stade reproducteur, TCF: teneur en carbone des feuilles, flor.: date de floraison, DF: diversité fonctionnelle, ag: valeur agrégée, PPAN: productivité primaire aérienne nette, Nmin: taux de minéralisation net de l'azote, [N]: concentration en azote de la végétation.

écosystémiques sont souvent testés. En revanche, peu d'études ont pour objet à la fois ces deux problématiques (Lavorel & Garnier, 2002). L'identification de traits pouvant être à la fois des traits de réponse et d'effet peut pourtant être très utile à l'évaluation de l'importance relative des modifications de la structure des communautés dans l'impact des facteurs environnementaux sur les propriétés écosystémiques.

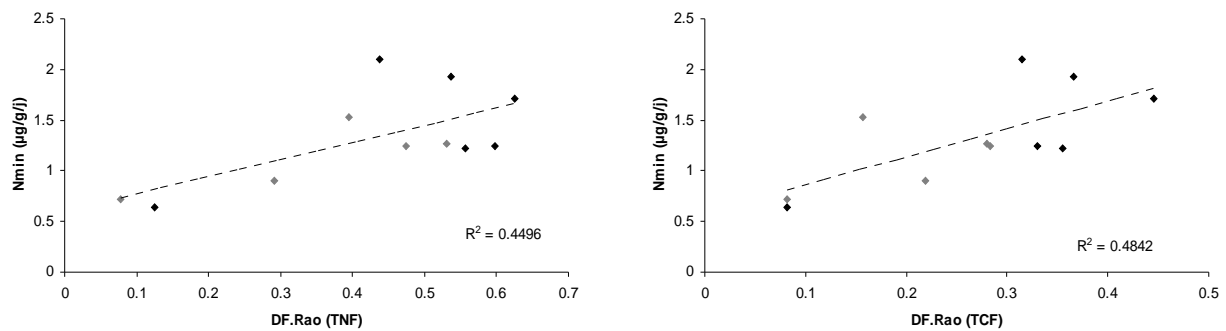


Figure 7 : Liens entre la diversité fonctionnelle et les propriétés écosystémiques. Seuls les cas pour lesquels la corrélation est significative sont représentés. Les points en noirs correspondent aux patchs de la communauté méso-hygrophile, les points en gris aux patchs de la communauté mésophile. DF: diversité fonctionnelle, Nmin: taux de minéralisation de l'azote, TCF: teneur en carbone des feuilles, TNF: teneur en azote des feuilles.

CHAPITRE 5 :

Rôle de la compétition dans la structuration de la végétation le long d'un gradient de pâturage

Rôle de la compétition dans la structuration de la végétation le long d'un gradient de pâturage

I. Introduction

La compétition entre plantes est considérée comme l'un des principaux facteurs de structuration des communautés végétales (Grime, 1974; Tilman, 1988; Keddy, 1989; Grace & Tilman, 1990; Suding & Goldberg, 2001). On parle de compétition lorsqu'une interaction entre plusieurs individus ou populations conduit à une réduction de la performance (biomasse, croissance, survie, fécondité) d'au moins un des individus ou populations. On distingue généralement la compétition par interférence de la compétition par exploitation. Dans le premier cas, l'interaction entre individus est directe comme c'est le cas lors de la libération de substances toxiques (allélopathie). Dans le second cas, l'interaction est indirecte via une réduction du niveau des ressources. Ce chapitre a principalement pour objet ce second cas de figure.

Le rôle de la compétition dans la structuration des communautés végétales a fait l'objet de nombreuses études (Gaudet & Keddy, 1995; Emery *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002; Fraser & Keddy, 2005; Kikvidze *et al.*, 2005; Liancourt *et al.*, 2005). Pourtant, certaines questions font encore débat (Craine, 2005; Craine, 2007; Grime, 2007; Tilman, 2007; Navas & Violle, 2009) : La compétition est-elle intense et importante pour la structure des communautés tout le long des gradients environnementaux? Qu'elle est l'importance de la compétition racinaire (pour les nutriments du sol) par rapport à la compétition aérienne (pour la lumière)? Quel lien existe-t-il entre la réponse à la compétition et l'effet compétiteur des plantes? Quel sont les traits des plantes associés à leurs aptitudes à la compétition?... Le rôle de la compétition dans la structuration des communautés végétales a principalement été étudié le long de gradients de fertilité ou de productivité (Campbell & Grime, 1992; Turkington *et al.*, 1993; Gaudet & Keddy, 1995; Twolan-Stutt & Keddy, 1996; Peltzer *et al.*, 1998; Wilson & Tilman, 1991; Sammul *et al.*, 2000; Emery *et al.*, 2001; Gaucherand *et al.*, 2006) et dans une moindre mesure le long de gradients de perturbation (Wilson & Tilman, 1993; Wilson & Tilman, 1995; Hartley & Amos, 1999; Van der Wal *et al.*, 2000; Suding & Goldberg, 2001; Fraser & Keddy, 2005; Fynn *et al.*, 2005).

Les variations de l'intensité et de la nature des interactions compétitives sont souvent évoquées pour expliquer les variations de la structure des communautés liées au pâturage (Collins, 1987; Milchunas *et al.*, 1988; Olff & Ritchie, 1998; Proulx & Mazumber, 1998; Grace & Jutila, 1999; Bakker *et al.*, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004; Louault *et al.*, 2005). Pourtant, peu d'études ont mesuré directement l'impact du pâturage ou de la défoliation sur les interactions compétitives entre plantes (Hartley & Amos, 1999; Van der Wal *et al.*, 2000; Fynn *et al.*, 2005; Fraser & Keddy, 2005).

Un mécanisme fréquemment évoqué pour expliquer des modifications de la structure des communautés végétales par le pâturage est la diminution de l'intensité des interactions compétitives : Le pâturage entraîne une diminution de la biomasse qui a pour conséquence une diminution de l'intensité de la compétition, principalement pour la lumière, permettant à des espèces peu compétitives mais plus résistantes au pâturage, notamment grâce à leurs capacités de colonisation, d'évitement ou de tolérance de s'installer (Milchunas *et al.*, 1988; Bakker, 1998; Diaz *et al.*, 2001; Louault *et al.*, 2005; Golodets *et al.*, 2009). Ce modèle implique un trade-off entre aptitude à la compétition et résistance au pâturage. Le long d'un gradient de pâturage, les espèces fortement compétitives mais peu résistantes au pâturage sont remplacées par des espèces moins compétitives mais plus résistantes au pâturage. Ce modèle est soutenu notamment par des études (Diaz *et al.*, 2001; Louault *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 2006; Golodets *et al.*, 2009) qui montrent, le long de gradients de pâturage, le remplacement d'espèces caractérisées par des traits conférant une forte aptitude à la compétition pour la lumière (grande taille, grande surface foliaire) par des espèces caractérisées par des traits susceptibles de conférer une forte résistance au pâturage (petite taille, fort taux de croissance, forte production de graines).

Un autre mécanisme pouvant expliquer des modifications de la structure de la végétation par le pâturage est un changement de la hiérarchie compétitive (Hartley & Amos, 1999; Fynn *et al.*, 2005). Cette hypothèse implique que la compétition soit intense tout le long d'un gradient de pâturage et que les espèces les plus compétitives en situation pâturée et en absence de pâturage ne soient pas les mêmes (trade-off entre aptitudes à la compétition dans des environnements soumis à des intensités de pâturage contrastées). Ce modèle est soutenu par des études en conditions contrôlées qui ont montré que la défoliation pouvait provoquer une modification de la hiérarchie compétitive (Hartley et Amos, 1999; Fynn *et al.*, 2005) ou par les travaux de Tilman (1988, 1990) qui montrent que le taux de perte de biomasse (« biomass loss rate ») peut être un facteur déterminant dans l'issue d'interactions entre des espèces en compétition pour une ressource limitée. Grubb *et al.* (1997) ont

également montré dans des prairies fertiles que lorsque la hauteur de la végétation diminuait, les abondances des espèces étaient mieux expliquées par leurs réponses à la compétition racinaire qu'à la compétition aérienne. Comme parfois observé le long des gradients de stress abiotique (Wilson & Tilman, 1991), une diminution de la hauteur ou de la biomasse de la végétation pourrait être accompagnée d'une diminution de l'intensité de la compétition aérienne et d'une augmentation de l'intensité de la compétition racinaire le long d'un gradient de pâturage. Un trade-off entre aptitudes à la compétition aérienne et racinaire peut alors expliquer la variation des abondances des espèces. Enfin, les modifications des paramètres abiotiques du sol liées aux herbivores (McNaughton *et al.*, 1997; Rossignol *et al.* 2006; Ritchie *et al.*, 1998; van Wijnen *et al.*, 1999), notamment les paramètres liés au niveau de fertilité, peuvent également expliquer des variations de la hiérarchie compétitive entre espèces (Tilman, 1988; Emery *et al.*, 2001; Suding & Goldberg, 2001) le long d'un gradient de pâturage.

En référence à Suding & Goldberg (2001), les deux modèles présentés ci-dessus seront qualifiés de (i) hypothèse de « competitive reduction » et (ii) hypothèse de « competitive change » [L'étude de Suding et Goldberg (2001) ne concerne pas le pâturage mais différents aspects des perturbations occasionnées par des micro-mammifères]. Ces deux modèles ne sont pas incompatibles : une réduction de l'intensité de la compétition peut être associée à un changement de la hiérarchie compétitive.

Cette étude a pour objectif d'apprécier le rôle de la compétition entre plantes dans la structuration de la végétation le long d'un gradient de pâturage. Selon l'hypothèse de « competitive reduction », la compétition joue un rôle important uniquement en absence de pâturage ; en situation pâturée, la résistance des espèces au pâturage est un déterminant plus important de la structure de la végétation. Selon l'hypothèse de « competitive change », la compétition joue un rôle important tout le long du gradient mais la hiérarchie compétitive change.

Dans ce but, plusieurs expérimentations en conditions contrôlées et *in natura* ont été mises en place. Dans un premier temps (section II), nous avons mesuré l'intensité de la compétition aérienne et racinaire le long d'un gradient de pâturage *in natura*. Dans un second temps (section III), nous avons exploré le lien entre les aptitudes à la compétition (aérienne et racinaire), la résistance à la défoliation et les abondances de 5 espèces le long du gradient de pâturage.

II. Variation de l'intensité de la compétition le long d'un gradient de pâturage

Introduction

La variation de l'intensité de la compétition le long des gradients environnementaux est l'objet d'un débat depuis plusieurs dizaines d'années (Grace, 1991; Craine, 2005; Grime, 2007; Tilman, 2007; Craine, 2007). Si certains auteurs considèrent que l'intensité de la compétition diminue le long des gradients de perturbations ou de contraintes environnementales (Grime, 1979; Huston, 1979; Keddy, 1989), d'autres pensent que les interactions compétitives restent intenses tous le long de ces gradients mais que la ressource pour laquelle les plantes sont en compétition change (Newman, 1973; Tilman, 1988; Grubb, 1985). Des résultats expérimentaux soutiennent chacune de ces deux hypothèses (Reader & Best, 1989; Wilson & Tilman, 1991, 1993, 1995; Campbell & Grime, 1992; Putz & Canham, 1992; Turkington *et al.*, 1993; Twolan-Strutt & Keddy, 1996; Sammul *et al.*, 2000). Certains auteurs ont tenté de réconcilier les deux modèles (Rydin & Bengtsson, 1990; Grace, 1991; Belcher *et al.*, 1995; Craine, 2005). Les divergences entre les résultats des études relatives à l'intensité de la compétition le long de gradients environnementaux peuvent être liées à des différences au niveau de l'amplitude des gradients étudiés (Belcher *et al.*, 1995), à des interactions entre différents facteurs environnementaux (Wilson & Tilman, 1993) ou aux indices de compétition utilisés (Campbell & Grime, 1992; Turkington *et al.*, 1993; Brooker *et al.*, 2005). De nouvelles études sont nécessaires pour pouvoir intégrer l'ensemble de ces résultats au sein d'un même modèle et arriver à un consensus (Craine, 2005). De plus, les gradients étudiés sont souvent issus de manipulations expérimentales (Wilson & Tilman, 1991, 1993; Campbell & Grime, 1992; Turkington *et al.*, 1993; Peltzer *et al.*, 1998; Cahill, 2002), particulièrement dans le cas des gradients de perturbations, et il semble important de réaliser davantage d'études le long de gradients « naturels ».

La variation de l'intensité de la compétition a été étudiée principalement le long de gradient de fertilité ou de productivité (Campbell & Grime, 1992; Turkington *et al.*, 1993; Twolan-Strutt & Keddy, 1996; Peltzer *et al.*, 1998; Wilson & Tilman, 1991; Sammul *et al.*, 2000; Emery *et al.*, 2001; Cahill, 2002; Gaucherand *et al.*, 2006) et beaucoup moins le long de gradients de perturbations (Wilson & Tilman, 1993; Wilson & Tilman, 1995; Suding &

Goldberg, 2001). Si le rôle de la compétition est souvent évoqué pour expliquer la variation de la structure des communautés végétales le long des gradients de pâturage (Collins, 1987; Milchunas *et al.*, 1988; Olff & Ritchie, 1998; Proulx & Mazumber, 1998; Grace & Jutila, 1999; Bakker *et al.*, 2003; Loucougaray *et al.*, 2004; Louault *et al.*, 2005), l'impact des grands herbivores sur l'intensité de la compétition a rarement été mesuré.

Cette étude a pour objectif d'évaluer l'impact du pâturage sur l'intensité de la compétition. L'intensité de la compétition a été évaluée en mesurant l'impact de la végétation sur la croissance d'une espèce cible dans trois situations de pâturage contrastées. L'intensité de la compétition (i) racinaire+aérienne et (ii) uniquement racinaire ont été mesurées pour détecter un éventuel changement de la nature de la compétition le long du gradient. La mise en relation des patrons de variations de l'intensité de la compétition et de la structure de la végétation nous a permis de discuter le rôle de la compétition dans la structuration des communautés végétales le long du gradient de pâturage.

Matériels et Méthodes

1. Site d'étude

Cette étude a été conduite dans une prairie humide dans le Marais Poitevin sur la côte atlantique de la France. Ces prairies sont issues de marais poldérisés au moyen âge et sont depuis soumises traditionnellement à un pâturage extensif mixte équins / bovins d'avril à décembre chaque année. Le climat est de type thermo-atlantique à déficit hydrique estival. Le sol est caractérisé par une texture très argileuse et présente un caractère hydromorphe marqué.

2. Modèle biologique

Ces prairies sont caractérisées par un micro relief composé de dépressions et replats séparés par des pentes intermédiaires et qui se répète de nombreuses fois à l'échelle de la prairie. Ce gradient topographique d'une amplitude maximale de 70 cm contrôle la durée annuelle d'inondation. Ces variations topographiques sont associées à une hétérogénéité floristique. Les replats, jamais inondés, sont caractérisés par une communauté mésophile ; les pentes intermédiaires, submergées quelques semaines par an et caractérisées par une forte salinité du sol, sont associées à une communauté méso-hygrophile ; les dépressions, inondées environ six mois par ans, sont caractérisées par une communauté hygrophile.

Cette étude concerne uniquement la communauté mésophile.

3. Dispositif expérimental

Depuis 1995, un dispositif expérimental permettant de contrôler le chargement et la nature des herbivores a été mis en place dans la prairie communale des Magnils-Reigners (250 ha; 46°28'N; 1°13'W) avec pour objectif d'étudier l'impact de différentes modalités de pâturage sur la structure de la végétation. Ce dispositif de 20 hectares est constitué de 10 enclos de 1 à 2 hectares pâturés par des bovins ou des chevaux à différents chargements et de deux exclos. Les trois communautés végétales y sont représentées dans les mêmes proportions : la communauté mésophile occupe 45% de la surface, la communauté hygrophile 40% et la communauté méso-hygrophile 15%.

Pour cette étude, 3 parcelles ont été considérées : un enclos d'1 hectare pâturé par deux bovins (enclos B2b), un enclos d'1 hectare pâturé par 4 bovins (enclos B4), un exclos non pâturé depuis la mise en place du dispositif.

4. Gradient de pâturage

L'intensité des interactions compétitives a été mesurée pour trois intensités de pâturage contrastées rencontrées dans les trois parcelles expérimentales évoquées plus haut : exclos, enclos B2, enclos B4. Pour accentuer les contrastes d'intensité de pâturage entre les deux situations pâturées (enclos B2 et enclos B4), les placettes expérimentales ont été placées dans des zones faiblement pâturées de l'enclos B2 (patch M3c, *cf chapitre 1*) et dans des zones fortement pâturées de l'enclos B4 (patch M5c, *cf chapitre 1*).

5. Mesure de l'intensité de la compétition

L'intensité de la compétition a été mesurée en utilisant une approche « phytomètre ». Cette méthode consiste à comparer les performances d'individus d'une espèce « phytomètre » en présence de voisins et au niveau de zones où la matrice végétale a été détruite. La modification de performance du phytomètre (réponse du phytomètre à la compétition) est la conséquence de l'effet compétiteur de ses voisins et est donc une mesure de l'intensité des interactions compétitives.

L'espèce utilisée comme phytomètre est *Hordeum secalinum*. Il s'agit d'une espèce abondante sur le site d'étude, de taille moyenne, et qui est rencontrée tout le long du gradient de pâturage. Cette espèce est une des espèces dominantes dans la communauté mésophile dans les enclos B2 et B4 (recouvrement: 22% et 14%) ; elle peut être rencontrée dans l'exclos même si son abondance y est très faible.

L'expérimentation s'est déroulée de l'automne 2005 (transplantation des phytomètres) à la fin du printemps 2006 (récolte des phytomètres) et donc sur une période comprenant une saison de pâturage (début avril 2006 à la fin de l'expérimentation).

Début septembre 2005, 200 graines d'*Hordeum secalinum* ont été mises à germer en serre dans des barquettes contenant du terreau (graines récoltées sur le site d'étude la saison précédente). Un mois et demi après germination (mi octobre), 90 plantules de l'espèce phytomètre ont été transplantées au centre de placettes expérimentales (25cm*25cm). Le dispositif expérimental était constitué de trois types de placettes (Fig. 1) :

- compétition nulle : avant la transplantation du phytomètre, la végétation a été coupée à ras, le sol décapé sur 1cm, et le sol de la placette a été traversé à plusieurs reprises avec un couteau à une profondeur de 20cm, les contours de la placette détournés avec un couteau sur une profondeur de 20cm. Tout au long de l'expérimentation, les éventuelles repousses ont été régulièrement éliminées et la placette régulièrement détournée avec un couteau (profondeur: 20cm) afin d'empêcher la croissance dans le sol de la placette des racines des plantes situées en dehors.
- compétition complète : le phytomètre a été transplanté au sein de la matrice et marqué à l'aide d'une bague en plastique de couleur.
- compétition racinaire : la végétation autour du phytomètre transplanté est écartée à l'aide d'un cône en grillage (diamètre à la base: 2.5cm; diamètre en haut: 25cm; hauteur: 14cm). Ce dispositif permet d'éliminer les effets aériens des voisins (compétition pour la lumière). Le phytomètre ne subit donc que l'effet racinaire de ses voisins. Il a été montré que ce type de dispositif avait peu d'impact sur la croissance de la matrice végétale (Wilson & Tilman, 1991; Twolan-Strutt & Keddy, 1996; McPhee & Aarsen, 2001).

Pour chacune des trois modalités de pâturage et pour chacune des trois modalités de compétition (nulle, complète, racinaire), 10 placettes ont été mises en place. Elles ont été groupées par « série » de trois placettes correspondant au trois traitements de compétition. Ces séries de 3 placettes ont été réparties en 4 blocs expérimentaux pour chaque intensité de pâturage (2 blocs de 3 séries de 3 placettes et 2 blocs de 2 séries de 3 placettes; Fig. 2). Les

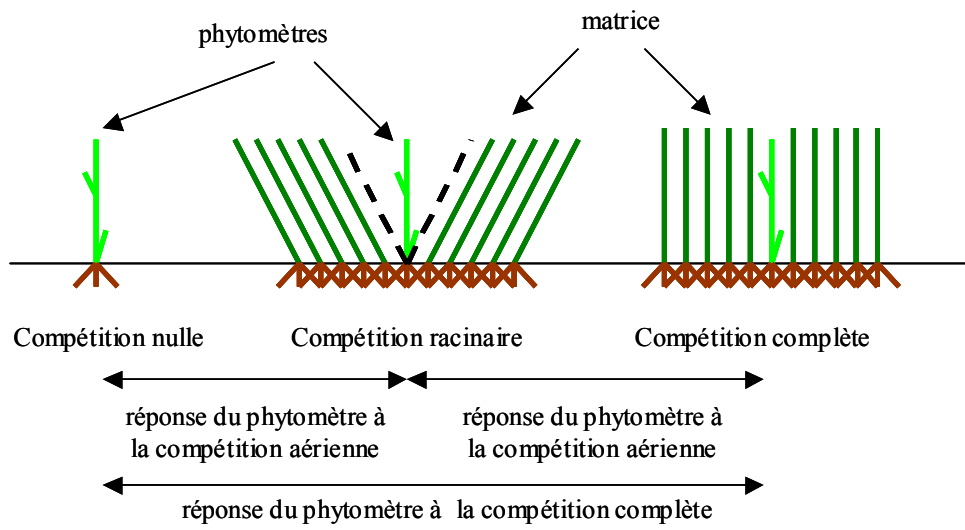


Figure 1 : Schéma du dispositif expérimental visant à mesurer l'intensité de la compétition le long du gradient de pâturage

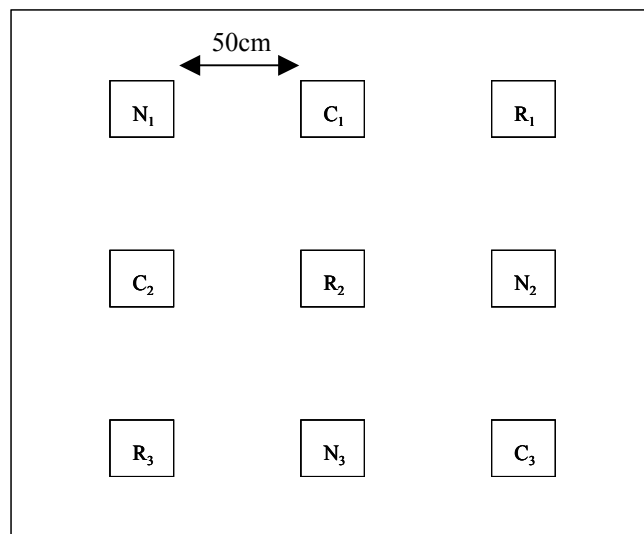


Figure 2 : Schéma d'un bloc expérimental comprenant 3 séries de 3 placettes. N: compétition nulle; C: compétition complète; R: compétition racinaire.

blocs étaient espacés les uns des autres de plusieurs dizaines de mètres. Les placettes au sein des blocs étaient espacées de 50cm.

Les phytomètres transplantés ont été choisis de manière à ce que leurs tailles diffèrent peu entre individus. Leur hauteur étirée moyenne était de 98.83 ± 1.71 mm, leur nombre de talles moyen de 4.82 ± 0.15 . Ces mesures effectuées au moment de la transplantation ne différaient pas significativement entre traitements de compétition, ni intensités de pâturage (testé par analyse de variance, résultats non présentés). Quelques individus sont morts peu après la transplantation, ils ont été remplacés jusque mi-novembre. Au début de la saison de pâturage (avril 2006), tous les phytomètres étaient vivants.

La réponse des phytomètres à la présence de voisins peut varier selon qu'ils sont pâturés ou non (interaction entre la réponse au pâturage et la réponse à la présence de voisins). On ne peut donc comparer la réponse des phytomètres à la compétition le long du gradient que s'ils subissent des intensités de pâturage comparables. Par conséquent, chaque bloc a été protégé par une clôture électrifiée pour éviter que les phytomètres ne soient pâturés et l'impact des herbivores sur la matrice végétale a été simulé expérimentalement par une coupe. A proximité de chaque exclos temporaire, du début de la saison de pâturage à la fin de l'expérimentation, la hauteur de la végétation a été mesurée toutes les deux semaines et la végétation des placettes soumises aux traitements de compétition complète et racinaire ont été maintenues expérimentalement (coupe) à ces hauteurs.

Les parties aériennes des phytomètres ont été récoltés mi-juin 2006, au moment du pic de biomasse (après épiaison des phytomètres). Il ont été pesés après avoir été séchés à l'étuve à 65°C pendant 48h.

6. Calcul de l'indice de compétition

L'intensité de la compétition a été calculée comme le rapport de la performance (biomasse aérienne finale) des phytomètres en présence de compétiteurs et en absence de compétition (RR : « Response Ratio »). Ce rapport a été transformé par la fonction logarithme comme préconisé par Hedges *et al.* (1999). Les valeurs positives indiquent de la facilitation et les valeurs négatives de la compétition.

Cet indice a été calculé pour estimer les intensités des compétitions complète et racinaire :

$$\text{Ln}(\text{RR})_{\text{complet}} = \ln(\text{C/N})$$

$$\text{Ln}(\text{RR})_{\text{racinaire}} = \ln(\text{R/N})$$

Avec,

C : biomasse aérienne finale des phytomètres en situation de compétition complète

R : biomasse aérienne finale des phytomètres en situation de compétition racinaire

N : biomasse aérienne finale des phytomètres en absence de compétition

Si les effets de la compétition aérienne et de la compétition racinaire sont additifs* (si il n'y a pas d'interaction entre l'effet de la compétition aérienne et celui de la compétition racinaire sur les phytomètres), Cahill (1999) a montré que :

$$\ln(RR)_{\text{complet}} = \ln(RR)_{\text{racinaire}} + \ln(RR)_{\text{aérien}}$$

On en déduit :

$$\ln(RR)_{\text{aérien}} = \ln(RR)_{\text{complet}} - \ln(RR)_{\text{racinaire}}$$

Sous l'hypothèse d'additivité* entre les effets de la compétition racinaire et de la compétition aérienne, la réponse des phytomètres à la compétition aérienne peut également être calculée comme le rapport de la biomasse aérienne finale des phytomètres en situation de compétition racinaire et en situation de compétition complète.

$$\ln(RR)_{\text{aérien}} = \ln(C/R)$$

** Nos mesures de compétition racinaire et aérienne assume une absence d'interaction entre la compétition aérienne et la compétition racinaire. Cahill (1999, 2002) a montré que la compétition aérienne pouvait influencer la réponse des phytomètres à la compétition racinaire et inversement. Cette interaction peut être aussi bien positive que négative et peut varier le long des gradients environnementaux. Il est donc possible que la compétition racinaire « réelle » subie par les phytomètres en situation de compétition complète soit différente de celle mesurée, tout comme la compétition aérienne qui en est déduite (McPhee & Aarssen, 2001). Ce type de dispositif a pourtant déjà été largement utilisé (Wilson & Tilman, 1991, 1993; Belcher et al., 1995; Twolan-Strutt & Keddy, 1996). Différents arguments ont été avancés pour justifier l'utilisation de ce type de dispositif (voir Wilson & Tilman, 1991; Belcher et al., 1995). Dans une revue concernant des expérimentations de compétition séparant compétition aérienne et racinaire, Wilson (1988) suggère que, dans la majorité des*

cas, les deux composantes n'interagissent pas. Belcher et al. (1995) estiment que les effets principaux sont beaucoup plus importants que les effets des interactions.

Les indices ont été calculés à partir des séries de trois placettes. Si le taux de survie des phytomètres est de 100%, on a donc 10 mesures (réplicats) de l'intensité de chaque type de compétition (complète, aérienne, racinaire) par intensité de pâturage. Lorsque le phytomètre soumis au traitement de compétition nulle n'a pas survécu, l'intensité des différents types de compétition a été calculée en utilisant la biomasse moyenne des phytomètres survivants en situation de compétition nulle. En revanche, chaque phytomètre mort en situation de compétition totale ou racinaire fait « perdre » respectivement une mesure de l'intensité de la compétition complète et une mesure de l'intensité de la compétition racinaire, et dans les deux cas, une mesure de l'intensité de la compétition aérienne.

7. Autres mesures réalisées le long du gradient

Différents paramètres susceptibles d'être sensibles à l'intensité du pâturage et d'expliquer des variations de l'intensité de la compétition ont été mesurés :

- La composition floristique et les recouvrements relatifs des espèces ont été estimés visuellement au niveau des placettes soumises au traitement de compétition totale fin mai 2006.
- La biomasse aérienne a été mesurée en fin d'expérimentation en récoltant la végétation au niveau des placettes soumises au traitement de compétition totale. La biomasse a été séchée à l'étuve à 65°C pendant 48h puis pesée.
- La biomasse souterraine a été évaluée en prélevant des carottes de sol de 10cm de profondeur et 5 cm de diamètre. 4 prélèvements (réplicats) ont été effectués pour chacune des trois modalités de pâturage. Chaque prélèvement correspond à 2 carottes. La biomasse des racines et des rhizomes a été prélevée de ces carottes par rincage à l'eau sur un tamis, séchée à l'étuve à 65°C pendant 48h et pesée. Ces données sont issues d'un travail antérieur (Rossignol, 2006).
- L'indice de surface foliaire (quantité de surface de végétation par unité de surface de sol) a été mesuré à l'aide d'un capteur optique « fish-eye » (LAI 2000, Plant Canopy analyser, Li-Cor Inc., Nebraska, USA) en avril, mai et juin au niveau des placettes soumises au traitement de compétition totale.

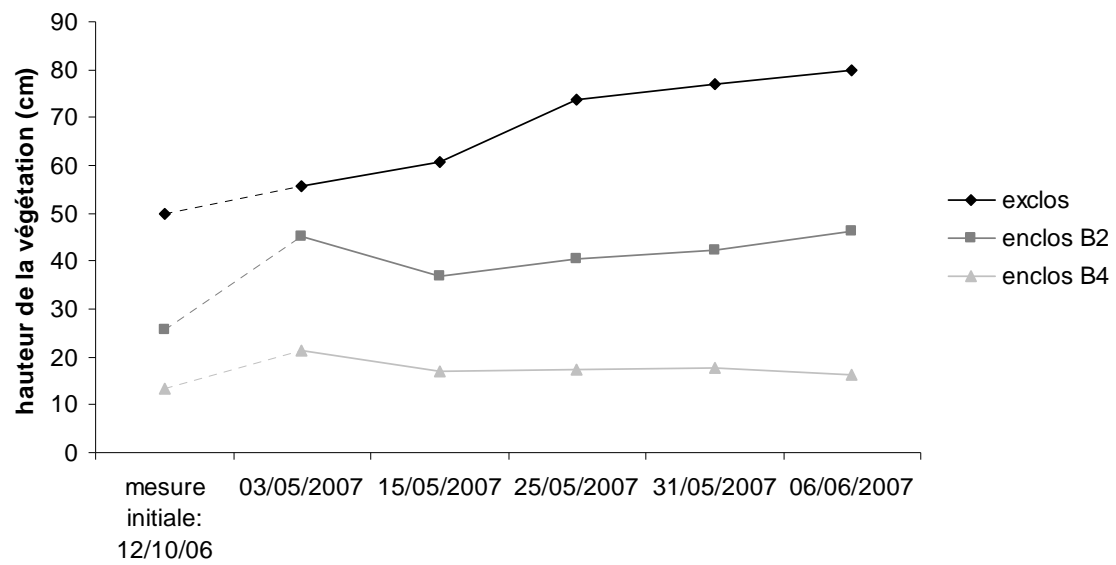


Figure 3 : Hauteur de la végétation, mesurée hors des exclos temporaires, et à laquelle la végétation des placettes a été maintenue expérimentalement.

- La disponibilité de l'azote a été évaluée en mesurant le taux de minéralisation net de l'azote pour chaque modalité de pâturage (*cf chapitre 4*). Ces mesures sont issues d'une expérimentation antérieure (Rossignol *et al.*, 2006).

8. Analyses statistiques

Les effets de l'intensité du pâturage (exclos B2, B4) sur la biomasse aérienne et souterraine (racinaire et totale) de la végétation, sur l'indice de surface foliaire (aux 3 dates de mesures), et sur l'intensité de la compétition (complète, racinaire et aérienne) ont été testés par ANOVA à une voie. Pour chaque modalité de pâturage, l'effet du traitement de compétition sur la biomasse finale des phytomètres a été testé par ANOVA à une voie. Lorsque les ANOVA mettaient en évidence des différences significatives entre traitements, des tests post-hoc de Fisher ont été effectués. L'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel MINITAB (Minitab 15, Minitab Inc., State College, PA, USA).

Résultats

1. Caractérisation du gradient

La hauteur de la végétation (hauteur mesurée en dehors des exclos temporaires et à laquelle la végétation des placettes a été maintenue expérimentalement) diminue avec l'augmentation de l'intensité du pâturage tout au long de l'expérimentation (Fig. 3).

L'augmentation de l'intensité du pâturage est associée à une diminution de la biomasse aérienne (Fig. 4; ANOVA: $F_{2,27} = 30.06$, $p < 0.001$) et à une augmentation de la biomasse souterraine (Fig. 4; ANOVA: $F_{2,9} = 5.89$, $p < 0.05$). L'augmentation de la biomasse souterraine est due à l'augmentation de la biomasse racinaire (Fig. 4; $F_{2,9} = 11.02$; $p < 0.01$). En effet, à l'inverse de la biomasse racinaire, la biomasse des rhizomes ne varie pas significativement avec l'intensité de pâturage [Fig. 4; ANOVA: $F_{2,9} = 0.67$, $p = 0.535$ (ns)]. L'augmentation de la biomasse racinaire repose principalement sur le contraste entre la situation la plus pâturée (enclos B4) et les deux autres situations (enclos B2 et exclos).

L'indice de surface foliaire ne varie pas entre les trois situations de pâturage en début de saison de pâturage [avril; Fig. 5; ANOVA: $F_{2,31} = 1.21$; $p = 0.312$ (ns)] mais diminue significativement le long du gradient de pâturage en mai (Fig. 5; ANOVA: $F_{2,27} = 42.60$, $p < 0.001$) et en juin (Fig. 5; ANOVA: $F_{2,25} = 21.78$, $p < 0.001$).

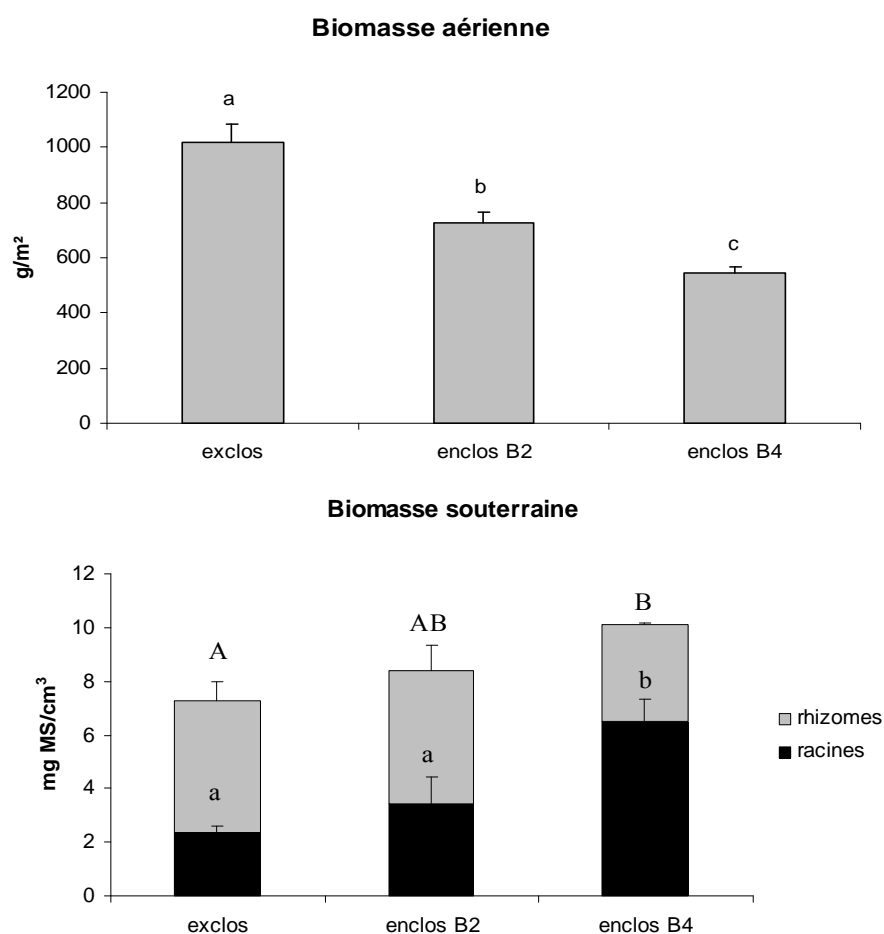


Figure 4 : Biomasses aérienne et souterraine de la végétation le long du gradient de pâturage. La biomasse aérienne a été mesurée en fin d'expérimentation (juin 2007) au niveau des placettes expérimentales (traitement de compétition complète). Les mesures de biomasses souterraines sont antérieures à l'expérimentation (avril 2004). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre modalités de pâturage (test post-hoc de Fisher). Pour les biomasses souterraines, les majuscules concernent la biomasse souterraine totale, les minuscules uniquement la biomasse racinaire.

Le taux de minéralisation net de l'azote augmente le long du gradient de pâturage (Fig. 6; cf chapitre 4).

La composition floristique et les abondances relatives des espèces changent le long du gradient. *Elymus repens* domine nettement la végétation en absence de pâturage (recouvrement: 95%). Dans la situation la plus pâturée (enclos B4), *Lolium perenne* domine la végétation (recouvrement supérieur à 50%) ; *Hordeum secalinum* et *Cynosurus cristatus* y sont également abondants (14.5% et 19%). Dans la situation de pâturage intermédiaire, les abondances relatives des espèces sont plus équilibrées. Aucune espèce n'y possède un recouvrement supérieur à 22% ; *Hordeum secalinum* y est l'espèce la plus abondante.

2. Impact de la compétition sur la survie des phytomètres

En absence de voisins, le taux de survie des phytomètres (Fig. 7) est élevé dans la situation la plus pâturée (100%) et dans la situation de pâturage intermédiaire (80%). Dans la situation non pâturée, le faible taux de survie n'est pas lié au traitement (cf remarque en pied de page) et on peut donc considérer que le taux de survie des phytomètres est également élevé.

Le taux de survie des phytomètres est comparable en situation de compétition racinaire et en absence de voisins. La compétition racinaire n'a donc pas eu d'impact sur la survie des phytomètres.

Par contraste, en situation de compétition complète, le taux de survie des phytomètres est plus faible et augmente le long du gradient de pâturage : aucun des phytomètres n'a survécu dans l'exclos, 20% ont survécu dans l'enclos B2, et 60% ont survécu l'enclos B4. Contrairement à la compétition racinaire, la compétition pour la lumière réduit donc la survie des phytomètres et cet impact est d'autant plus fort que l'intensité du pâturage est faible.

Dans l'exclos, en absence de voisins, 8 des 10 phytomètres sont morts, probablement du fait de l'action de micro-mammifères. En raison de la hauteur de la végétation, l'exclos constitue un refuge pour ces animaux. L'absence de lien entre le traitement et la mort de ces phytomètres est avérée par le fait que ces derniers ont « disparus » subitement en fin d'expérimentation alors qu'ils étaient « en bon état ». Le fait que les phytomètres en situations de compétition racinaire et complète n'aient pas subis les mêmes attaques s'explique probablement par la protection de la végétation en situation de compétition complète et des cônes grillagés en situation de compétition racinaire. Le taux de mortalité constaté dans ces situations peut être attribué aux traitements dans la mesure où le dépérissement des phytomètres a été progressif.

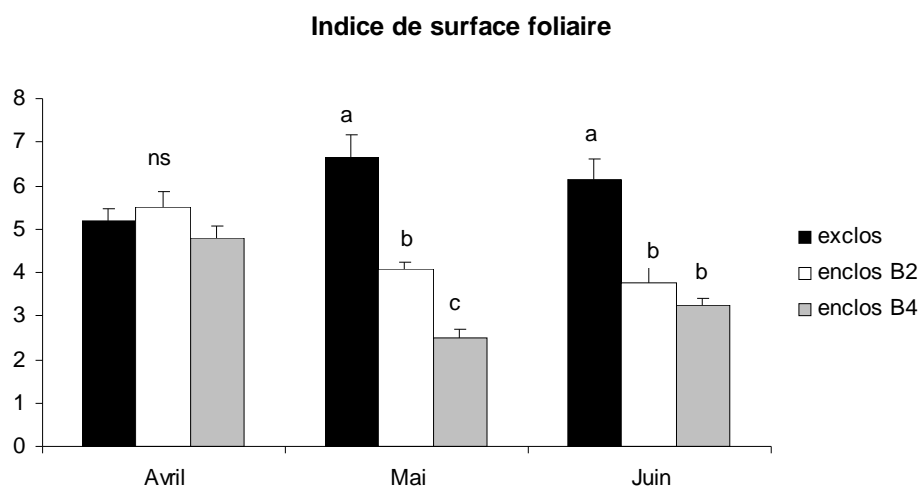


Figure 5 : Indice de surface foliaire (LAI) mesuré au niveau des placettes expérimentales en situation de compétition complète pour les trois modalités de pâturage en avril, mai et juin. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre modalités de pâturage (test post-hoc de Fisher).

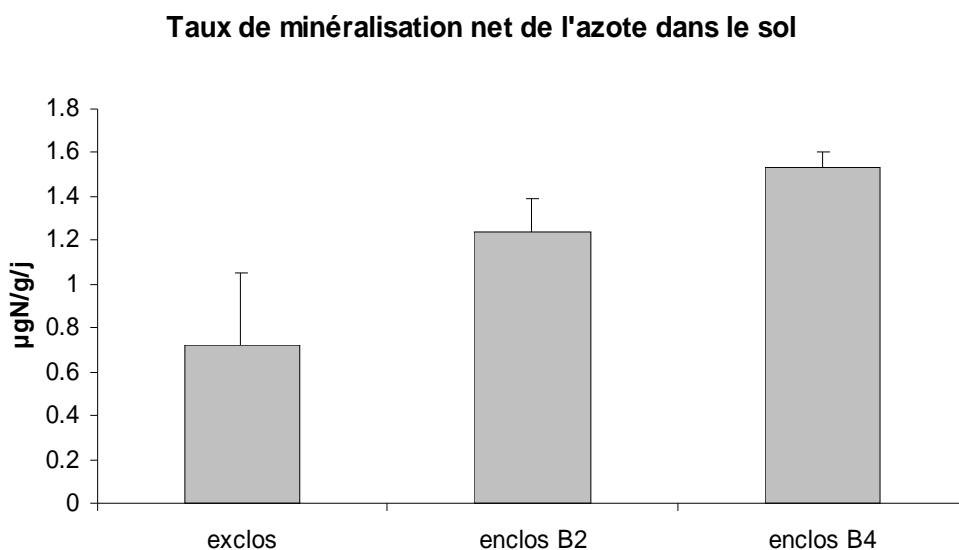


Figure 6 : Taux de minéralisation net de l'azote dans le sol mesuré pour les trois modalités de pâturage au cours d'une expérimentation antérieure (*cf chapitre 4*).

3. Impact de la compétition sur la biomasse finale des phytomètres

Le faible taux de survie des phytomètres observé dans certaines situations (Fig. 7) a eu pour conséquence une réduction importante du nombre de réplicats pour certains traitements. Cette réduction du nombre de réplicats conduit à une diminution de la puissance des tests statistiques (capacité à détecter une différence significative). La non significativité de certaines différences, pourtant prononcées, entre modalités de pâturage résulte probablement davantage de la réduction du nombre de réplicats que d'une réelle absence de différences. Ces différences seront par conséquent commentées malgré tout en précisant qu'elles ne sont pas significatives.

D'autre part, l'absence de phytomètres survivants dans l'exclos en situation de compétition complète ne permet pas le calcul de l'indice d'intensité de la compétition ($\ln RR$) dans cette situation. Toutefois, étant donné cette absence de survivants, on peut considérer que l'intensité de la compétition y est plus forte que dans les deux autres situations (la compétition conduit à une biomasse nulle).

En absence de compétition, la biomasse des phytomètres est plus élevée dans l'enclos B2 que dans les deux autres situations de pâturage (Fig. 8), ce qui traduit des différences en terme de contraintes abiotiques entre modalités de pâturage.

La biomasse des phytomètres est fortement affectée par la présence de voisins dans les trois situations de pâturage (ANOVA; Exclos: $F_{1,8}=210.31$, $p<0.001$; B2: $F_{2,18}=26.7$, $p<0.001$; B4: $F_{2,12}=36.61$, $p<0.001$). La biomasse des phytomètres est légèrement plus affectée par la compétition complète que par la compétition racinaire dans les trois situations de pâturage (ns).

L'intensité de la compétition complète (racinaire + aérienne) appréciée via l'impact de la présence de voisins sur la biomasse des phytomètres (\ln Response Ratio) diminue le long du gradient de pâturage (Fig. 8 ; ns). La compétition racinaire ne varie pas entre les trois modalités de pâturage tandis que l'intensité de la compétition aérienne diminue le long du gradient de pâturage (ns). La diminution de l'intensité de la compétition complète le long du gradient de pâturage est donc liée à la diminution de l'intensité de la compétition aérienne.

Dans les situations pâturées, la compétition racinaire représente une part de la compétition complète beaucoup plus importante que celle de la compétition aérienne (Fig. 8). En absence de pâturage, la compétition racinaire et la compétition aérienne sont toutes deux

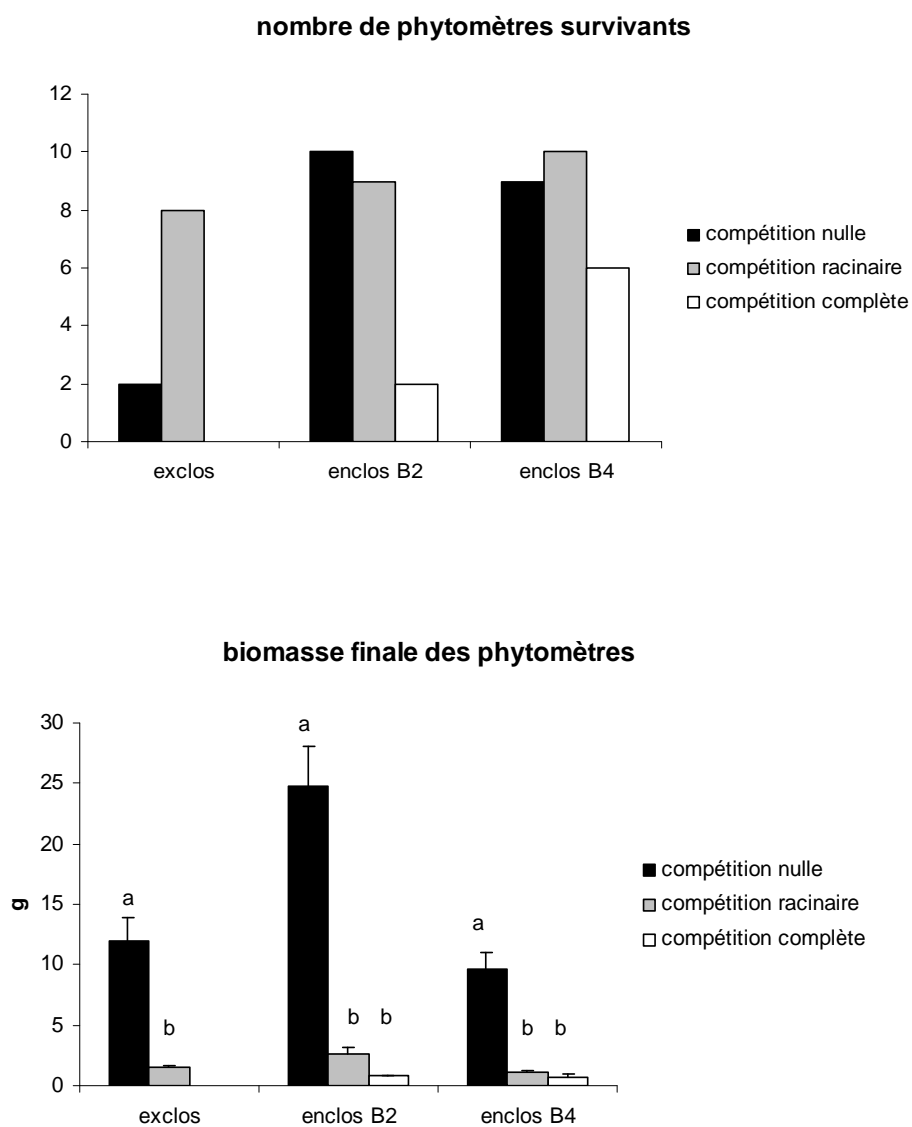


Figure 7 : Nombre et biomasse finale des phytomètres survivants pour chaque modalité de pâturage (exclos, enclos B2, enclos B4) et de compétition (nulle, racinaire, complète). Pour chaque modalité de pâturage, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre traitements de compétition (test post-hoc de Fisher).

intenses. Il est difficile d'évaluer leurs importances relatives puisque l'intensité de la compétition aérienne n'a pas pu être calculée. Toutefois, puisque la compétition aérienne conduit à un taux de survie nulle, on peut considérer qu'elle est plus intense que la compétition racinaire.

Discussion

Variation de l'intensité de la compétition le long du gradient de pâturage

Tout le long du gradient de pâturage, la présence de voisins réduit fortement la biomasse ou la survie des phytomètres. En absence de pâturage, la compétition aérienne et la compétition racinaire ont un impact important sur les performances des phytomètres. Lorsque l'intensité de pâturage augmente, l'impact de la compétition aérienne diminue fortement tandis que celui de la compétition racinaire reste important. Ces résultats sont en accord avec d'autres études qui ont montré que, contrairement à la compétition aérienne, l'intensité de la compétition racinaire reste forte en prairie quel que soit le niveau de fertilité ou de perturbation (Wilson & Tilman, 1991; Wilson, 1993; Wilson & Tilman, 1993; Belcher *et al.*, 1995; Twolan-Struut & Keddy, 1996; Peltzer *et al.*, 1998).

L'intensité de la compétition aérienne est liée à la disponibilité de la lumière (Wilson & Tilman, 1991, 1993; Twolan-Strutt & Keddy, 1996). En réduisant la biomasse aérienne, les perturbations peuvent augmenter la disponibilité de la lumière, et par suite entraîner une diminution de l'intensité de la compétition aérienne (Wilson & Tilman, 1993). Dans cette étude, la réduction observée de la biomasse aérienne et de l'indice de surface foliaire par le pâturage sont en accord avec ce mécanisme.

Certains auteurs estiment que, comme la compétition aérienne, la compétition racinaire est moins intense dans les environnements soumis à d'importantes pertes de biomasse que dans les environnements peu perturbés (Grime, 1979; Keddy, 1989). Selon cette hypothèse, la réduction de la biomasse aérienne est associée à une réduction de la biomasse racinaire et à une libération de l'espace disponible pour la croissance des plantes aussi bien au niveau aérien que souterrain. Ce modèle ne semble pas s'appliquer à notre étude. La réduction de la biomasse aérienne n'est pas associée à une diminution de la biomasse souterraine et ne conduit pas à une diminution de la compétition racinaire.

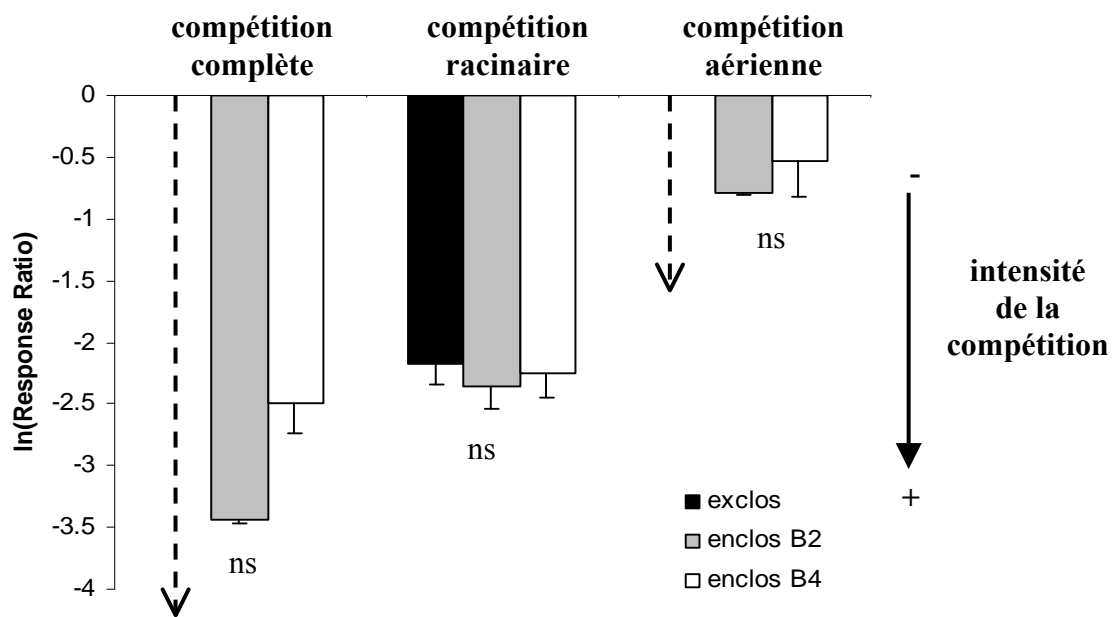


Figure 8 : Intensité de la compétition (complète, racinaire ou aérienne) pour chaque modalité de pâturage (exclos, enclos B2, enclos B4). Plus l'indice utilisé [$\ln(\text{Response Ratio})$] est faible, plus l'intensité de la compétition est forte. L'indice n'a pas pu être calculé pour les compétitions complète et aérienne dans l'exclos en raison de l'absence de survivants en situation de compétition complète. Dans ces situations, on peut considérer que la compétition est plus intense que dans les autres situations (indiqué par les flèches en pointillés).

D'autres auteurs ont montré que la compétition racinaire est liée à la disponibilité des ressources minérales nutritives du sol et notamment de l'azote (Wilson & Tilman, 1991, 1993) et que l'impact des perturbations sur l'intensité de la compétition racinaire pouvait être lié à leur effet sur la disponibilité de l'azote (Wilson & Tilman, 1993). Ce modèle ne semble pas non plus s'appliquer à notre étude puisque l'augmentation du taux de minéralisation de l'azote le long du gradient de pâturage n'entraîne pas de variation de l'intensité de la compétition racinaire.

Taylor *et al.* (1990) ont proposé que l'intensité de la compétition pour une ressource soit liée non seulement à la disponibilité de la ressource (« supply ») mais également aux besoins des plantes (« demand »). Selon cette hypothèse, l'intensité de la compétition racinaire dépend du rapport entre l'azote disponible et la demande en azote des plantes. L'augmentation des valeurs agrégées de surface spécifique foliaire (*cf chapitre 4*) montrent que l'abondance des plantes caractérisées par une stratégie d'acquisition rapide des ressources et un fort taux de croissance augmente le long du gradient de pâturage. Si le taux de prélèvement de l'azote par les plantes augmente avec l'intensité de pâturage, il est possible que l'azote ne soit pas plus limitant pour la croissance des phytomètres en absence de pâturage qu'en situations pâturées malgré le plus faible taux de minéralisation. Le modèle de Taylor *et al.* (1990) pourrait donc expliquer l'absence de variation de l'intensité de la compétition racinaire le long du gradient de pâturage.

Peu d'études ont eu pour objet le lien entre la biomasse racinaire et la compétition racinaire (Cahill, 1999; Cahill, 2003). En supposant un lien positif entre la taille du système racinaire d'une plante et son prélèvement de nutriments (Wilson, 1988; Gerry & Wilson, 1995; Weiner *et al.*, 1997), on peut s'attendre à ce que l'intensité de la compétition racinaire soit liée à la biomasse racinaire. Contrairement à Cahill (1999), nous n'avons pas observé ce lien. Il est toutefois possible que l'augmentation de la biomasse racinaire soit effectivement associée à un prélèvement de ressources plus important. En effet, comme déjà évoqué plus haut, la stabilité de l'intensité de la compétition aérienne pourrait résulter de l'augmentation conjointe du taux de prélèvement de nutriments par les plantes et des apports en azote (taux de minéralisation).

On peut s'interroger sur l'impact positif du pâturage sur la biomasse racinaire. La défoliation a généralement un impact négatif sur la biomasse des plantes (Ferraro & Oosterheld, 2002). L'augmentation de la biomasse racinaire est donc probablement essentiellement liée au changement de la composition floristique le long du gradient. Cette augmentation peut être liée à une meilleure résistance au pâturage des plantes caractérisées

par une plus forte biomasse racinaire. Ce peut également être une réponse à l'augmentation de l'importance relative de la compétition racinaire par rapport à la compétition aérienne.

En absence de voisins, la biomasse finale des phytomètres est plus élevée dans l'enclos B2 que dans l'exclos et l'enclos B4. Ce résultat est surprenant dans la mesure où l'enclos B2 n'est pas la situation pour laquelle l'azote est le plus disponible. De plus, cette situation de pâturage est caractérisé par la plus faible productivité aérienne (*cf chapitre 4*). Il est possible que certaines caractéristiques abiotiques propres à cette situation de pâturage aient facilité l'installation des plantules en début d'expérimentation.

Rôle de la compétition dans la structuration de la végétation

La diminution de l'intensité de la compétition aérienne et la stabilité de l'intensité de la compétition racinaire le long du gradient de pâturage conduisent à un inversement de l'importance relative des deux types de compétition : la compétition aérienne est plus intense que la compétition racinaire en absence de pâturage tandis que la compétition racinaire est plus intense que la compétition aérienne en situation pâturée. L'inversion de l'importance relative de la compétition aérienne et de la compétition racinaire traduit le fait que la lumière est le facteur le plus limitant en absence de pâturage tandis qu'en situation pâturée la disponibilité de l'azote est plus limitante que la lumière. On s'attend donc à rencontrer des plantes caractérisées par de fortes aptitudes à la compétition aérienne en absence de compétition, et des plantes caractérisées par de fortes aptitudes à la compétition racinaire en situation fortement pâturée.

Ces attentes reposent toutefois sur l'hypothèse que la compétition est le principal déterminant de la structure des communautés tout le long du gradient de pâturage. Or, même si la compétition est intense tout le long du gradient de pâturage, d'autres facteurs peuvent jouer un rôle important pour la structuration de la végétation. Certains auteurs soulignent la fréquente confusion commise entre l'intensité de la compétition et son importance (Welden & Slausen, 1986; Sammul *et al.*, 2000; Brooker *et al.*, 2005; Gaucherand *et al.*, 2006). L'intensité de la compétition correspond au degré de réduction de la performance d'un organisme par la compétition ; l'importance de la compétition correspond à la contribution de la compétition à la performance d'un organisme par rapport à l'ensemble des facteurs de l'environnement (Welden & Slausen, 1986). Ces deux paramètres ne sont pas nécessairement corrélés. La compétition peut être intense et ne pas être le déterminant principal des performances des plantes. Dans la situation la plus intensément pâturée, la résistance des plantes aux effets directs du pâturage (hors modification du niveau de ressources) pourrait être

un déterminant de la structure de la végétation plus important que l'aptitude à la compétition racinaire. Pour une intensité de pâturage intermédiaire, la compétition pour la lumière, la compétition aérienne et les effets directs du pâturage peuvent tous les trois être des facteurs importants pour la structure de la végétation.

Certaines observations peuvent permettre de faire des hypothèses quant au rôle de la compétition le long du gradient de pâturage :

- Dans l'exclos, la végétation est fortement dominée par *Elymus repens* (95%), une espèce qui par sa grande taille et ses feuilles larges est capable de fortement réduire l'accès à la lumière pour les autres plantes. En absence de pâturage, la compétition pour la lumière semble donc être le principal facteur déterminant la composition floristique.
- Dans les situations pâturées, l'augmentation de l'intensité du pâturage est accompagnée d'une augmentation de l'abondance des plantes caractérisées par une stratégie d'acquisition rapide des ressources avec un fort taux de croissance, ce qui a été interprété dans le *chapitre 3* comme une stratégie de tolérance au pâturage. Cette réponse de la végétation pourrait également résulter d'une réponse à l'augmentation de l'importance relative de la compétition racinaire. De même, l'augmentation de la biomasse racinaire, interprétée plus haut comme une réponse à l'augmentation de l'importance relative de la compétition racinaire, pourrait également être une réponse aux effets directs du pâturage (une allocation des ressources aux parties de la plante non affectées directement par les herbivores peut en effet être avantageuse en situation pâturée). Si les traits conférant une forte résistance aux effets directs du pâturage et une forte aptitude à la compétition racinaire sont les mêmes, la question de l'importance relative de la compétition et des effets directs du pâturage pour la structure de la végétation ne se pose plus ; ces deux facteurs jouent de la même façon sur la sélection des espèces. En considérant la modification de la disponibilité des ressources comme un effet indirect du pâturage, l'aptitude des plantes à la compétition racinaire peut être considérée comme une composante de la réponse au pâturage.

Pour tester ces hypothèses, nous avons comparé les aptitudes à la compétition aérienne et racinaire ainsi que la réponse à la défoliation de cinq des principales espèces rencontrées le long du gradient de pâturage (objet de la section suivante). Selon nos hypothèses, il est attendu que les différences entre espèces au niveau des leurs aptitudes à la compétition aérienne expliquent leurs différences d'abondances en absence de pâturage, et que leurs

abondances en situation pâturée soit mieux expliquées par leurs aptitudes respectives à la compétition racinaire et leurs résistances à la défoliation.

III. Lien entre les aptitudes à la compétition et les abondances de cinq espèces le long d'un gradient de pâturage

Introduction

Les plantes diffèrent dans leurs aptitudes à la compétition pour les ressources (Gaudet & Keddy, 1995; Wilson & Tilman, 1995). Lorsque les ressources sont limitées, l'aptitude à la compétition d'une plante influence sa croissance, sa survie, sa reproduction et donc son abondance dans la communauté. Plus la compétition joue un rôle important dans la structuration d'une communauté, plus on s'attend à un lien entre les abondances relatives des espèces et leurs aptitudes à la compétition (Miller & Werner, 1987; Keddy *et al.*, 1994; Gaudet & Keddy, 1995; Fraser & Keddy, 2005).

L'aptitude à la compétition d'une plante peut être évaluée en mesurant sa tolérance à la présence de compétiteurs ou en évaluant sa capacité à diminuer la performance (biomasse, croissance, survie, fécondité) de ses voisins (Goldberg & Fleetwood, 1987; Goldberg, 1990; Goldberg & Landa, 1991). Ces deux aspects de l'aptitude à la compétition d'une plante sont appelés respectivement réponse à la compétition et effet compétiteur. Dans le cas de la compétition par exploitation, l'effet compétiteur est lié à la capacité à réduire le niveau des ressources (lumière, eau, nutriments du sol) et à les rendre inaccessibles aux autres plantes ; la réponse à la compétition est liée à la capacité à tolérer la réduction du niveau des ressources liée à la présence de voisins.

Le lien entre l'effet compétiteur et la réponse à la compétition est souvent discuté et fait débat (Goldberg, 1990; Keddy *et al.*, 1998; Fraser & Milette, 2008; Wang *et al.*, 2010). Certaines études ont montré un lien positif entre ces deux composantes de l'aptitude à la compétition (Goldberg & Fleetwood, 1987; Miller & Werner, 1987; Gurevitch *et al.*, 1990; Novoplansky & Goldberg, 2001) tandis que d'autres n'ont montré aucun lien (Goldberg & Landa, 1991; Cahill *et al.*, 2005; Fraser & Milette, 2008). L'absence de lien peut s'expliquer par le fait que l'effet compétiteur et la réponse à la compétition peuvent être déterminés par des traits différents (Goldberg & Landa, 1991; Navas & Violle, 2009). Par exemple, les traits qui déterminent à quel point une plante ombrage ses voisins ne sont pas ceux qui lui confère une tolérance à un faible niveau de lumière.

L'effet compétiteur, lié à la capacité à acquérir et à s'accaparer les ressources, est généralement associé à des traits relatifs à la taille des plantes comme la biomasse, la hauteur ou la largeur des feuilles (Goldberg & Fleetwood, 1987; Goldberg, 1990; Wang *et al.*, 2010). Selon Goldberg (1990), l'effet compétiteur est déterminé par les mêmes traits quelles que soient les ressources pour lesquelles les plantes sont en compétition. Ceci est en accord avec les études de Keddy *et al.* (1994), Keddy *et al.* (1998), Fraser & Milette (2008) et Wang *et al.* (2010) qui ont montré que la hiérarchie compétitive mesurée en terme d'effet compétiteur variait peu avec les conditions environnementales.

Par contraste, des stratégies contrastées caractérisées par des traits très différents peuvent favoriser la tolérance à un faible niveau de ressource et donc procurer une forte réponse à la compétition (Goldberg, 1990; Goldberg & Landa, 1991; Keddy *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2010; Fraser & Milette, 2008). Keddy *et al.* (1998) distingue trois principales stratégies en lien avec la réponse à la compétition : (i) stockage efficace des ressources et faible taux de croissance (« persistance »), (ii) croissance rapide en direction des patches de ressources (« foraging »), et (iii) croissance apicale rapide (étiolation) pour échapper à l'ombrage des voisins (« escape »). La stratégie la plus avantageuse peut varier selon la ressource pour laquelle les plantes sont en compétition (Keddy *et al.*, 1998). On s'attend à un lien positif entre la réponse à la compétition et l'effet compétiteur lorsque la réponse à la compétition repose, comme l'effet compétiteur, sur l'aptitude à acquérir et à s'accaparer les ressources (Goldberg & Fleetwood, 1987; Goldberg, 1990).

Suivant les conditions environnementales, les performances des plantes et donc leurs abondances peuvent reposer davantage sur l'une ou l'autre de ces deux composantes. Lorsque la compétition est asymétrique, comme c'est le cas quand la ressource la plus limitante est la lumière (Cahill, 1999), il est attendu que les abondances des espèces reposent davantage sur leurs réponses à la compétition (Goldberg, 1990; Goldberg & Landa, 1991). En revanche, lorsque la compétition est symétrique, comme c'est le cas lorsque la compétition s'exerce principalement pour les ressources du sol (Cahill, 1999; Cahill & Casper, 2000), on s'attend à ce que l'effet compétiteur joue un rôle plus important dans la structuration de la communauté (Goldberg, 1990; Goldberg & Landa, 1991).

Dans la section précédente, nous avons montré que la compétition est intense tout le long du gradient de pâturage. La compétition aérienne est plus intense que la compétition racinaire en absence de pâturage tandis que la compétition racinaire est plus intense que la compétition aérienne en situation pâturée. On peut donc s'attendre à ce que la compétition pour la lumière et la compétition racinaire soient des déterminants importants de la structure

de la végétation respectivement en absence de pâturage et en situation pâturée. Il est également attendu que la résistance aux impacts directs du pâturage (hors effet sur le niveau de ressource), principalement à la défoliation, soit un déterminant important de la structure de la végétation en situation pâturée. Nous avons proposé que la résistance aux impacts directs du pâturage et l'aptitude à la compétition racinaire soient déterminées par les mêmes traits et par conséquent que les plantes les plus aptes à la compétition racinaire et les plus résistantes à la défoliation soient les mêmes.

L'objectif de cette étude est de tester ces hypothèses. Pour cela, les aptitudes à la compétition aérienne et racinaire, ainsi que la réponse à la défoliation de cinq espèces dont les abondances varient le long du gradient de pâturage ont été évaluées expérimentalement. La hiérarchie compétitive a été établie à la fois sur la base de la réponse à la compétition et de l'effet compétiteur. L'effet compétiteur des espèces a été mesuré en comparant leurs effets respectifs sur la performance d'une même espèce cible ; la réponse à la compétition a été évaluée en mesurant l'impact de voisins d'une même espèce sur leur croissance. La résistance à la défoliation a été évaluée en comparant les performances (biomasse, production) des plantes à différentes fréquences de défoliation. Selon les hypothèses formulées, on s'attend aux résultats suivants :

- 1/ Les espèces diffèrent entre elles quant à leurs aptitudes à la compétition (existence d'une hiérarchie compétitive).
- 2/ Les hiérarchies compétitives basées sur les aptitudes à la compétition racinaire et sur les aptitudes à la compétition aérienne diffèrent.
- 3/ Lorsque la lumière est plus limitante que les ressources du sol (compétition aérienne), *Elymus repens*, l'espèce la plus abondante en absence de pâturage, est l'espèce la plus compétitive.
- 4/ Lorsque les ressources du sol sont plus limitantes que la lumière (compétition racinaire), la hiérarchie compétitive correspond aux abondances des espèces en situation fortement pâturée (*Lolium perenne*, l'espèce la plus abondante en situation de pâturage intense, est l'espèce la plus compétitive).
- 5/ Les espèces les plus aptes à la compétition racinaire sont également les plus résistantes à la défoliation.

Cette étude permet également de tester le lien entre la réponse à la compétition et l'effet compétiteur et d'évaluer leurs importances relatives pour la structuration de la végétation le long du gradient de pâturage.

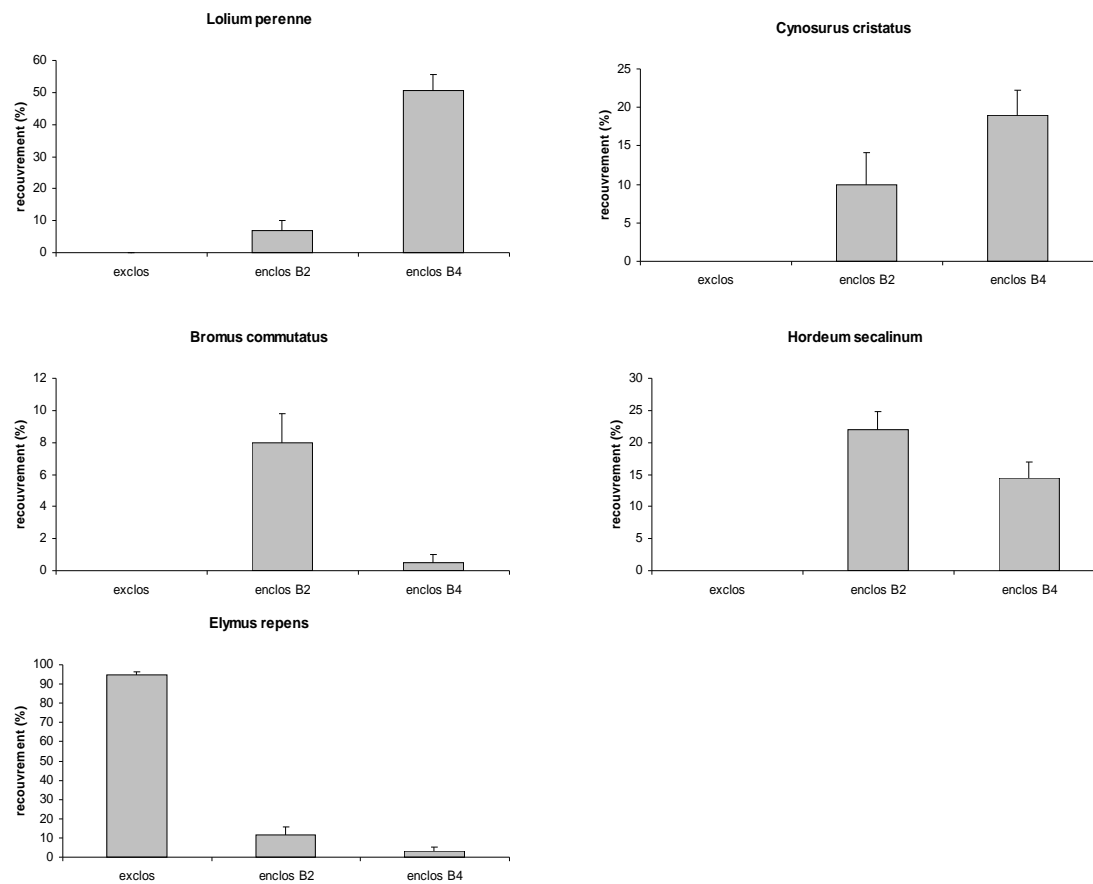


Figure 9 : Recouvrements des espèces étudiées pour les trois modalités de pâturages (données issues des relevés floristiques réalisés dans l'expérimentation précédente *in natura*).

Matériels et méthodes

1. Choix des espèces

4 graminées pérennes, *Lolium perenne*, *Hordeum secalinum*, *Cynosurus cristatus* et *Elymus repens* et 1 graminée bisannuelle, *Bromus commutatus* ont fait l'objet des mesures d'aptitudes à la compétition et de résistance à la défoliation. Ces espèces ont été choisies car elles font partie des espèces les plus abondantes de la communauté étudiée et sont caractérisées par des pics d'abondance situés à des niveaux différents le long du gradient de pâturage (Fig. 9). Elles peuvent toutes être rencontrées tout le long du gradient de pâturage mais avec des abondances très contrastées. Dans la situation de pâturage intermédiaire (enclos B2), elles sont toutes relativement abondantes. En situation de pâturage intense (enclos B4), *Lolium perenne* domine la végétation ; *Cynosurus cristatus* et *Hordeum secalinum* sont également abondants ; *Bromus commutatus* et *Elymus repens* sont plus rares. En absence de pâturage, *Elymus repens* domine très nettement la végétation ; il est possible de rencontrer les autres espèces mais avec des abondances très faibles.

Ces espèces sont également caractérisées par des valeurs de traits contrastées (Fig. 10):

- *Elymus repens* et *Cynosurus cristatus* sont caractérisés par une plus faible surface spécifique foliaire et une plus faible teneur en azote des feuilles que les autres espèces ce qui traduit une stratégie plus conservatrice vis à vis des ressources.
- *Elymus repens* est caractérisé par une plus forte hauteur que les autres espèces ce qui peut être un avantage pour la compétition pour la lumière.
- *Bromus commutatus* et *Hordeum secalinum* sont caractérisés par les plus fortes masses des graines, *Cynosurus cristatus* par les plus faibles, *Lolium perenne* et *Elymus repens* par des masses des graines intermédiaires. Ce trait peut avoir de l'importance pour les aptitudes à la compétition dans les premiers stades de développement des plantes.
- On peut également noter que *Elymus repens* se distingue des autres espèces par son système racinaire rhizomateux.

2. Mesures de l'aptitude à la compétition des espèces

Principe des mesures

Pour comparer les aptitudes à la compétition de différentes plantes, la méthode la plus rigoureuse consiste à mesurer la performance des espèces seules et dans toutes les

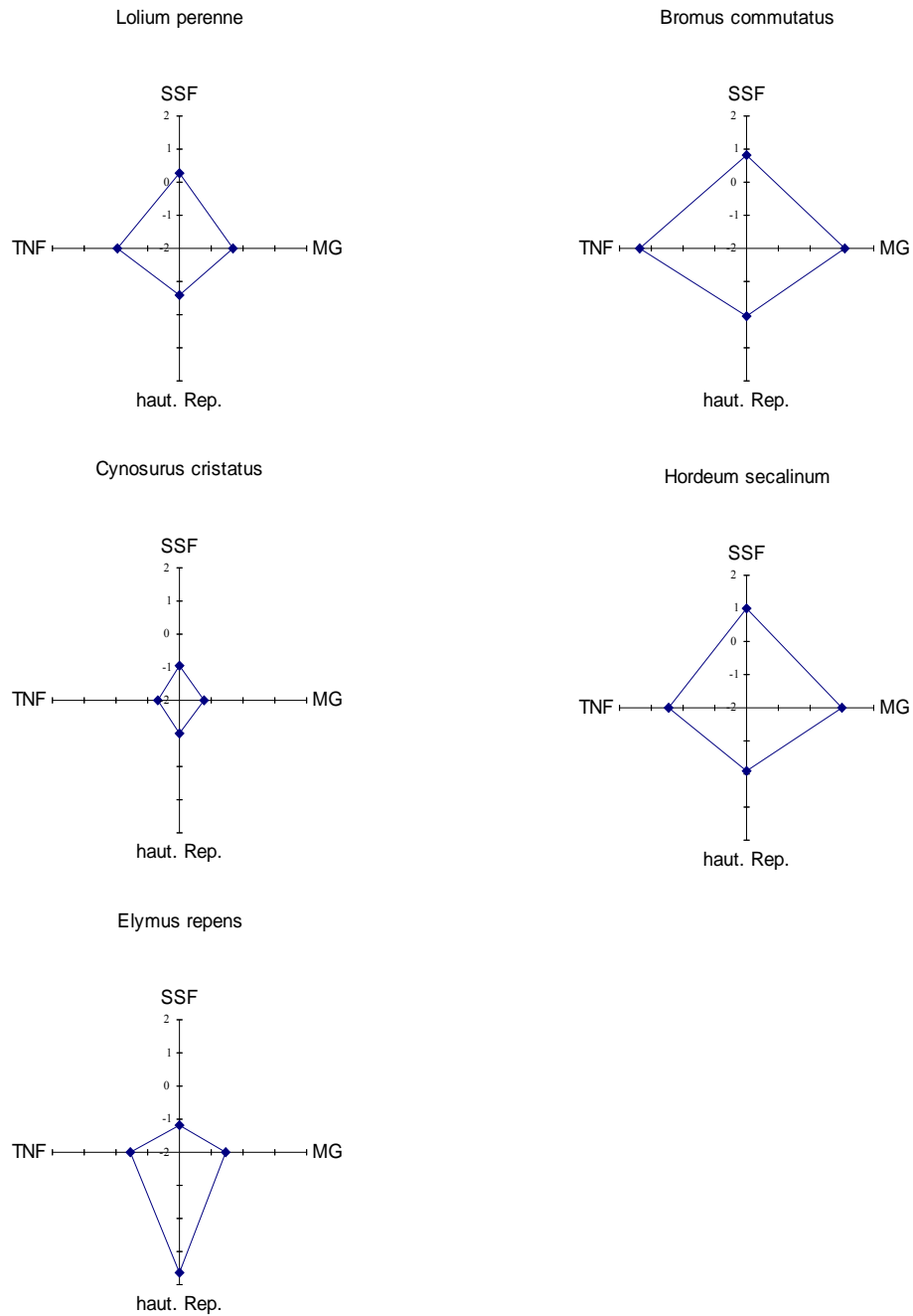


Figure 10 : Valeurs de surface spécifique foliaire (SSF), teneur en azote des feuilles (TNF), masse des graines (MG) et hauteur au stade reproducteur (haut. Rep.) des différentes espèces. Les données (*cf chapitres précédents*) ont été centrées et réduites.

combinaisons deux à deux possibles. Cette méthode conduit rapidement à des expérimentations très lourdes lorsque le nombre d'espèces comparées augmente. Pour pouvoir comparer l'effet compétiteur d'un grand nombre d'espèces, il est possible de simplifier ce dispositif en comparant l'effet de voisins de chaque espèce sur la performance d'un individu « cible » (ou « phytomètre ») d'une même espèce. De même, pour pouvoir comparer la réponse à la compétition d'un grand nombre d'espèces, il est possible de comparer la réponse d'individus « cibles » des différentes espèces à la présence de « voisins » d'une seule et même espèce. Cette méthode a été utilisée pour mesurer la réponse à la compétition des 5 espèces et l'effet compétiteur de 4 des 5 espèces. La réponse à la compétition de chacune des espèces a été mesurée en évaluant l'impact de la présence de 20 voisins de *Hordeum secalinum* sur la croissance d'un individu « cible ». L'effet compétiteur de chacune des espèces a été mesuré en évaluant l'impact d'une matrice de 8 voisins de ces espèces sur la performance d'un individu « cible » de *Hordeum secalinum*. Pour les mesures de réponse à la compétition, la matrice de voisins de *Hordeum secalinum* joue le rôle d'un traitement de compétition « standard » auquel sont soumis chacune des espèces étudiées. Pour les mesures d'effet compétiteur, *Hordeum secalinum* joue le rôle d'un phytomètre auquel l'ensemble des autres espèces est confronté.

Un traitement pour lequel la cible et ses voisins n'interagissent qu'au niveau racinaire a permis de mesurer les aptitudes des espèces à la compétition uniquement racinaire et d'en déduire leurs aptitudes à la compétition aérienne (*cf calcul des indices de compétition*).

Protocole expérimental

Les individus « cibles » ont été soumis à trois modalités de compétition :

- Compétition nulle : absence de voisins.
- Compétition « complète »: présence de voisins.
- Compétition racinaire : présence de voisins dont les parties aériennes sont écartées à l'aide d'un cône en grillage pour éliminer leur effet aérien sur les cibles.

Ces expérimentations ont été réalisées sur le campus de l'université de Rennes 1 à partir de graines récoltées la saison précédant l'expérimentation dans le communal des Magnils-Reigniers (site des mesures d'intensité de compétition réalisées *in natura*). L'effet compétiteur et la réponse à la compétition d'une plante ainsi que sa position dans la hiérarchie compétitive peuvent changer au cours de son développement. Partir de graines permet de tenir compte des interactions compétitives pouvant affecter les plantes tout au long de leur développement. Les graines ont été mises à germer dans des pots de 5 litres (diamètre:

17.5cm, hauteur: 21cm) contenant 2/3 de terre tamisée (origine: campus de l'université de Rennes 1) et 1/3 de terreau. Les pots ont été arrosés quotidiennement du début à la fin de chacune des expérimentations.

Réponse à la compétition

Les mesures de réponse à la compétition se sont déroulées du 21 Avril au 14 Août 2006. Les pots ont été placés initialement en serre. Chacune des trois modalités de compétition (nulle, complète, racinaire) a été répétée 10 fois pour *Hordeum secalinum*, *Bromus commutatus*, *Lolium perenne* et *Cynosurus cristatus*, et 6 fois pour *Elymus repens* en raison du faible nombre de graines de cette espèce que nous sommes parvenus à faire germer. Les individus de *Hordeum secalinum*, *Bromus commutatus*, *Lolium perenne* et *Cynosurus cristatus* ont germés au bout d'une dizaine de jours, les individus de *Elymus repens* au bout d'une trentaine de jours. Les graines qui n'ont pas germé dans les pots (80% pour *Elymus repens*, moins de 5% pour les 4 autres espèces) ont été remplacées par des individus qui avaient été mis à germer dans des barquettes contenant du terreau. Les pots ont été placés à l'extérieur de la serre à partir du 10 mai. Ils ont été groupés par blocs (10 blocs) comprenant un réplicat de chacune des combinaisons espèce/modalité de compétition. Les individus « cibles » et les matrices de *Hordeum secalinum* ont été récoltés début août pour *Lolium perenne*, *Hordeum secalinum*, *Bromus commutatus* et *Cynosurus cristatus*, et mi-août pour *Elymus repens* étant donné le retard à la germination de cette espèce par rapport aux 4 autres. Ils ont été pesés après séchage à l'étuve 48h à 65°C.

Effet compétiteur

Les mesures de l'effet compétiteur se sont déroulées du 13 octobre 2006 au 14 juin 2007. Les expérimentations se sont déroulées entièrement en serre. *Elymus repens* n'a pas été utilisé pour cette expérimentation en raison du nombre insuffisant de graines que nous sommes parvenus à faire germer. Pour chacune des 4 espèces, chacun des 3 traitements de compétition a été répété 10 fois [Le traitement de compétition nulle (phytomètre seul) est identique pour toutes les espèces puisqu'il ne comporte pas de matrice de compétiteurs]. Les pots ont été groupés par blocs (10 blocs) comprenant 1 réplicat de chacune des 3 modalités de compétition pour chacune des 4 espèces. Les individus ont germés au bout d'une dizaine de jours. Les individus qui n'ont pas germé dans les pots ont été remplacés par des individus qui avaient été mis à germer dans des barquettes contenant du terreau. Les biomasses aériennes

des matrices et des phytomètres ont été récoltées mi-juin, séchées à l'étuve 48h à 65°C et pesées.

Calcul des indices de compétition

L'indice utilisé pour évaluer la réponse à la compétition et l'effet compétiteur est, comme pour les mesures d'intensité de la compétition *in natura*, le ln(Response Ratio) (Hedges *et al.*, 1999) :

Soit N, la biomasse aérienne des cibles en absence de voisins.

Soit C, la biomasse aérienne des cibles en situation de compétition complète.

Soit R, la biomasse aérienne des cibles en situation de compétition racinaire.

$$\mathbf{LnRR_{complet} = Ln (C/N)}$$

$$\mathbf{LnRR_{racinaire} = Ln (R/N)}$$

$$\mathbf{LnRR_{aerien^*} = LnRR_{complet} - LnRR_{racinaire} = Ln(T/R)}$$

** sous l'hypothèse d'additivité des effets de la compétition racinaire et aérienne*

Plus les valeurs de ln(Response Ratio) sont faibles (négatives), plus l'effet de la matrice sur la cible est fort. Par conséquent, pour l'effet compétiteur, plus les valeurs de l'indices sont faibles, plus l'effet compétiteur est fort. En revanche, pour la réponse à la compétition, plus les valeurs de l'indice sont faibles, plus la réponse à la compétition est faible (plus l'effet de la matrice de voisins de *Hordeum secalinum* est fort).

Les indices ont été calculés pour chaque bloc. En absence de mortalité des cibles, nous disposons donc de 10 mesures pour chaque combinaison espèce/nature de la compétition (6 pour *Elymus repens* pour les mesures de réponse à la compétition).

3. Réponse des espèces à la défoliation

La réponse des espèces à la défoliation a été évaluée en comparant la biomasse finale et la croissance d'individus des 5 espèces à trois fréquences de défoliation : absence de défoliation (C0), défoliation mensuelle (C1) et défoliation semi-mensuelle (C2). Le traitement de défoliation intermédiaire (C1) n'a pas été pratiqué sur *Elymus repens* en raison du faible nombre de graines que nous sommes parvenus à faire germer. La défoliation consistait en une coupe à 6cm.

Ces mesures se sont déroulées de avril à août 2006, en parallèle des mesure de réponse à la compétition et dans les mêmes conditions expérimentales (expérimentation en pot, germination en serre, pots placés initialement en serre puis à l'extérieur, remplacement des individus n'ayant pas germé,...). Chacune des trois modalités de défoliation (C0, C1, C2) a été répétée 10 fois pour *Hordeum secalinum*, *Bromus commutatus*, *Lolium perenne* et *Cynosurus cristatus*, et 6 fois pour *Elymus repens*. Les premières coupes ont été pratiquées début juin et se sont poursuivies jusqu'à fin juillet, soit 5 coupes pour le traitement C2 et 3 coupes pour le traitement C1. Pour *Elymus repens*, les coupes ont été réalisées avec un décalage de deux semaines, étant donné le retard à la germination de cette espèce par rapport aux 4 autres. Les individus ont été récoltés (biomasse aérienne et racinaire) 2 semaines après la dernière coupe, début août pour *Lolium perenne*, *Hordeum secalinum*, *Bromus commutatus* et *Cynosurus cristatus* et mi-août pour *Elymus repens*. La biomasse prélevée à chaque coupe et la biomasse finale ont été pesées après séchage à l'étuve 48h à 65°C.

La production de chaque individus a été calculée comme la somme de la biomasse finale et de la biomasse récoltée lors des coupes (pour les individus défoliés). L'impact de la défoliation (C1 et C2) sur les performances des espèces a été évaluée en calculant le pourcentage de réduction de la production et de la biomasse finale par rapport au traitement non défolié (C0).

4. Analyses statistiques

Les effets de l'identité de l'espèce et du traitement de compétition sur la biomasse finale des cibles et des matrices de voisins ont été testés à l'aide d'ANOVA à deux voies (pour les mesures de réponse à la compétition et d'effet compétiteur).

L'effet de l'identité de l'espèce sur la réponse à la compétition et sur l'effet compétiteur (aérien et racinaire) ont été testés à l'aide d'ANOVA à une voie. Lorsque l'effet « espèce » était significatif, des tests post-hoc de Fisher ont permis d'établir la hiérarchie compétitive.

L'effet de l'identité de l'espèce sur la biomasse finale et la production des espèces dans les différentes situations de défoliation ainsi que sur le pourcentage de réduction de performance par rapport à C0 ont été testés à l'aide d'ANOVA à une voie, suivies de tests post-hoc de Fisher lorsque l'effet « espèce » était significatif.

Le lien entre la biomasse finale des matrices et l'effet compétiteur (aérien et racinaire) a été examiné en testant la significativité d'une relation linéaire et d'une relation logarithmique (test du coefficient de corrélation de Pearson).

L'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel MINITAB (Minitab 15, Minitab Inc., State College, PA, USA).

Résultats

1. Réponse à la compétition

Survie des individus « cible »

En absence de compétiteurs, le taux de survie des individus « cibles » est de 100% pour les 5 espèces étudiées. Le taux de survie des individus « cible » est peu affecté par la présence de voisins. Seuls *Cynosurus cristatus* et *Elymus repens* en situation de compétition complète présentent des taux de survie légèrement inférieurs à 100% (90% et 80% respectivement). En terme de survie, aucune hiérarchie compétitive n'a donc été détectée.

Biomasse finale des individus « cibles »

La biomasse finale des individus « cibles » dépend de l'espèce (Fig. 11; Tab. 1) : *Lolium perenne* est caractérisé par la plus forte biomasse finale, *Elymus repens* et *Cynosurus cristatus* par les plus faibles biomasses finales, *Bromus commutatus* et *Hordeum secalinum* par des biomasses finales intermédiaires. Quelle que soit l'espèce, la présence de voisins affecte négativement la biomasse finale des individus « cibles » (Fig. 9; Tab. 1). Les traitements de compétition complète et de compétition racinaire ont des effets similaires. L'interaction entre l'effet de l'identité de l'espèce et l'effet du traitement de compétition sur la biomasse finale des « cibles » est significative (Tab. 1). Les 5 espèces répondent donc de façons contrastées à la présence de voisins.

Réponse à la compétition et hiérarchie compétitive

En situation de compétition racinaire, la réponse à la compétition diffère significativement entre espèces (Fig. 12; Anova: $F_{4,41}=124.54$; $p<0.001$). *Lolium perenne* est l'espèce qui tolère le mieux l'influence racinaire des ses voisins. Cette espèce est suivie de *Hordeum secalinum*, *Bromus commutatus*, *cynosurus cristatus*, et enfin de *Elymus repens*. La réponse à la compétition aérienne ne diffère pas significativement entre espèces (Fig. 12; Anova: $F_{4,38}=2.48$; $p=0.06$). Les espèces étudiées sont toutes caractérisées par une forte

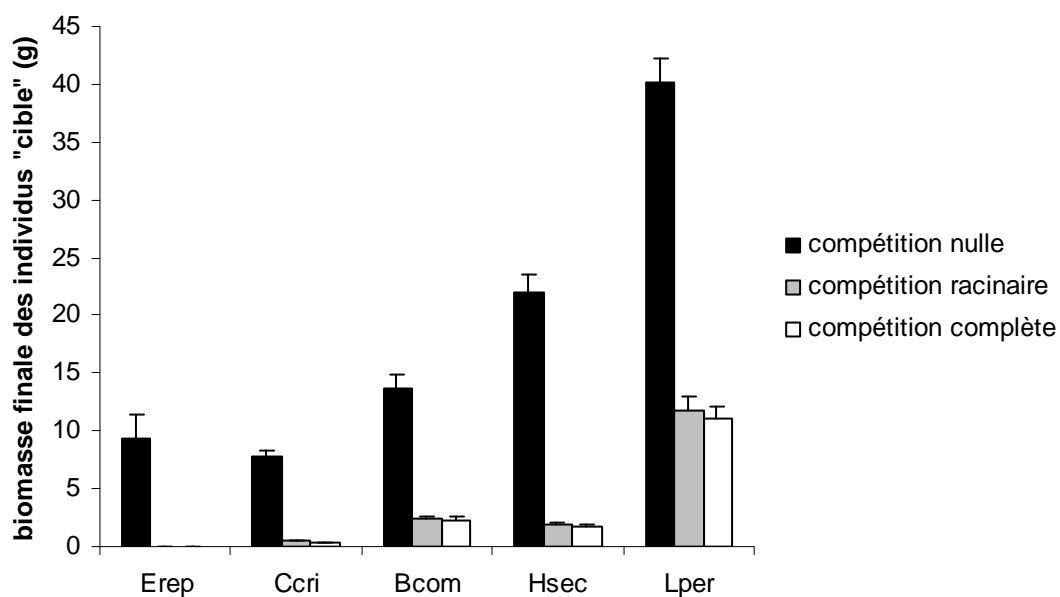


Figure 11 : Biomasse finale des individus « cibles » de chacune des 5 espèces (Erep: *Elymus repens*, Ccri: *Cynosurus cristatus*, Bcom: *Bromus commutatus*, Hsec: *Hordeum secalinum*, Lper: *Lolium perenne*) pour les différentes modalités de compétition (nulle, complète, racinaire).

Tableau 1 : Résultats de l'ANOVA testant les effets de l'identité de l'espèce (*Elymus repens*, *Cynosurus cristatus*, *Bromus commutatus*, *Hordeum secalinum*, *Lolium perenne*) et du traitement de compétition (nulle, racinaire, complète) sur la biomasse des individus « cibles ».

	d.l.	F	p
identité de l'espèce	4	180.81	<0.001
compétition	2	399.08	<0.001
espèce*compétition	8	29.46	<0.001
résidus	120		
total	134		

tolérance à l'influence aérienne de leurs voisins (forte réponse à la compétition aérienne).

2. Effet compétiteur

Survie des phytomètres

Le taux de survie des phytomètres est égal à 100% quel que soit l'identité des voisins ou la nature de la compétition (nulle, racinaire ou complète). Aucune hiérarchie compétitive basée sur l'effet compétiteur des espèces sur la survie des phytomètres n'a donc été détectée.

Biomasse finale des phytomètres

La présence de compétiteurs a un impact négatif sur la biomasse des phytomètres quelle que soit l'espèce constituant la matrice de compétiteurs (Fig. 13). La compétition complète affecte davantage la biomasse finale des phytomètres que la compétition racinaire (Fig. 13; Tab. 2). L'identité de l'espèce constituant la matrice de voisins a également une influence sur la biomasse finale des phytomètres (Fig. 13; Tab. 2).

Effet compétiteur et hiérarchie compétitive

En situation de compétition racinaire, les 4 espèces étudiées diffèrent significativement dans leur effet compétiteur (Fig. 14; anova: $F_{3,36}=16.42$; $p<0.001$) : *Lolium perenne* et *Bromus commutatus* ont le plus fort effet compétiteur, *Cynosurus cristatus* a le plus faible effet compétiteur, et *Hordeum secalinum* a un effet compétiteur intermédiaire.

Les 4 espèces étudiées ne diffèrent pas significativement dans leur effet compétiteur aérien (Fig. 14; Anova: $F_{3,36}=2.79$; $p=0.055$). L'influence aérienne des 4 espèces sur les phytomètres est nettement plus faible que leur influence racinaire.

Biomasse des matrices de compétiteurs et effet compétiteur

La biomasse finale de la matrice de voisins dépend de l'espèce qui la constitue (Fig. 15; Tab. 3). Les matrices de *Lolium perenne* sont caractérisées par les plus fortes biomasses quels que soient les traitements de compétition, celles de *cynosurus cristatus* par les plus faibles biomasses, celles de *Bromus commutatus* et *Hordeum secalinum* par des biomasses intermédiaires.

En situation de compétition racinaire, l'effet compétiteur des matrices de voisins est significativement lié à leurs biomasses aériennes finales (Fig. 16; $n=40$, $r=-0.68$, $p<0.001$). Ce

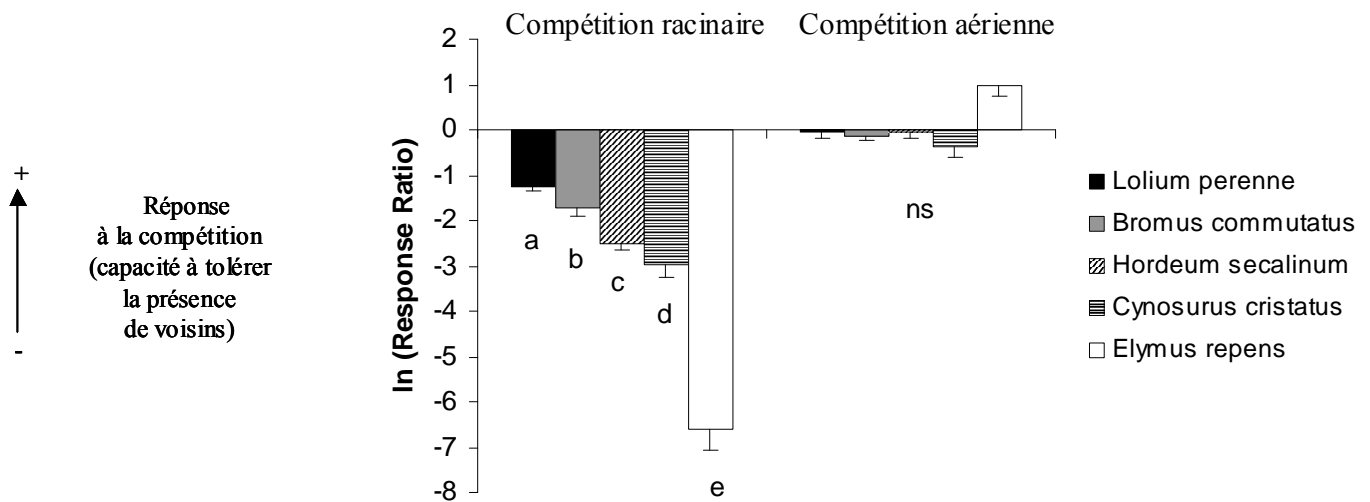


Figure 12 : Réponse à la compétition aérienne et à la compétition racinaire. Plus l'indice utilisé [$\ln(\text{response ratio})$] est faible, plus la réponse à la compétition (capacité à tolérer la présence de voisins) est faible. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre espèces (test post-hoc de Fisher) et reflètent donc la hiérarchie compétitive.

lien est mieux expliqué par une relation logarithmique [effet compétiteur = $a \cdot \ln(\text{biomasse finale}) + b$] que par une relation linéaire (non présenté). Les différences d'effet compétiteur racinaire entre espèces peuvent donc s'expliquer en partie ($r^2 = 46.2\%$) par des différences de biomasse.

Par contraste avec l'effet compétiteur racinaire, l'effet compétiteur aérien n'est pas lié significativement à la biomasse aérienne des matrices ($n=39$, $r=-0.097$, $p=0.556$).

Remarque : Le traitement de compétition a également tendance à influencer les matrices (Fig. 15; Tab. 3). La biomasse est en effet légèrement plus faible en situation de compétition totale qu'en situation de compétition racinaire, probablement plus en raison du plus fort effet du phytomètre sur la matrice lorsqu'il ne subit que la compétition racinaire de ses voisins que d'un effet délétère des cônes grillagés utilisés pour éviter les interactions aériennes.

3. Réponse à la défoliation

La défoliation entraîne une diminution de la biomasse finale des 5 espèces et une diminution de la production de 4 des 5 espèces, *Lolium perenne*, *Elymus repens*, *Hordeum secalinum* et *Cynosurus cristatus* (Fig. 17). La production de *Bromus commutatus* est stimulée par la défoliation (Fig. 14).

Lolium perenne est l'espèce la plus affectée par la défoliation, *Bromus commutatus* est l'espèce la moins affectée. La défoliation a un impact intermédiaire sur la biomasse finale et la production de *Hordeum secalinum*, *Elymus repens* et *Cynosurus cristatus* [Fig. 18; ANOVA(biomasse finale): C1: $F_{3,36}=12.87$, $p<0.001$; C2: $F_{4,40}=10.13$, $p<0.001$; ANOVA(production): C1: $F_{3,36}=13.39$, $p<0.001$; C2: $F_{4,40}=9.76$, $p<0.001$].

Malgré le fort impact de la défoliation sur *Lolium perenne*, cette espèce est caractérisée par la plus forte biomasse finale et la forte production quelle que soit la fréquence de défoliation [Fig. 17; ANOVA (biomasse finale): C0: $F_{4,41}=101.26$, $p<0.001$; C1: $F_{3,36}=15.49$, $p<0.001$; C2: $F_{4,40}=32.69$, $p<0.001$; ANOVA (production): C0: $F_{4,42}=99.24$, $p<0.001$; C1: $F_{3,36}=49$, $p<0.001$; C2: $F_{4,40}=44.55$, $p<0.001$]. *Cynosurus cristatus* est caractérisé par les plus faibles performances ; *Hordeum secalinum* et *Bromus commutatus* présentent des performances intermédiaires. *Elymus repens* est caractérisé par des biomasses finales et productions proches de celles de *Bromus commutatus* et *Hordeum secalinum* en absence de défoliation alors qu'il est caractérisé par des performances équivalentes à celles de *Cynosurus cristatus* en situation de défoliation semi-mensuelle (C2).

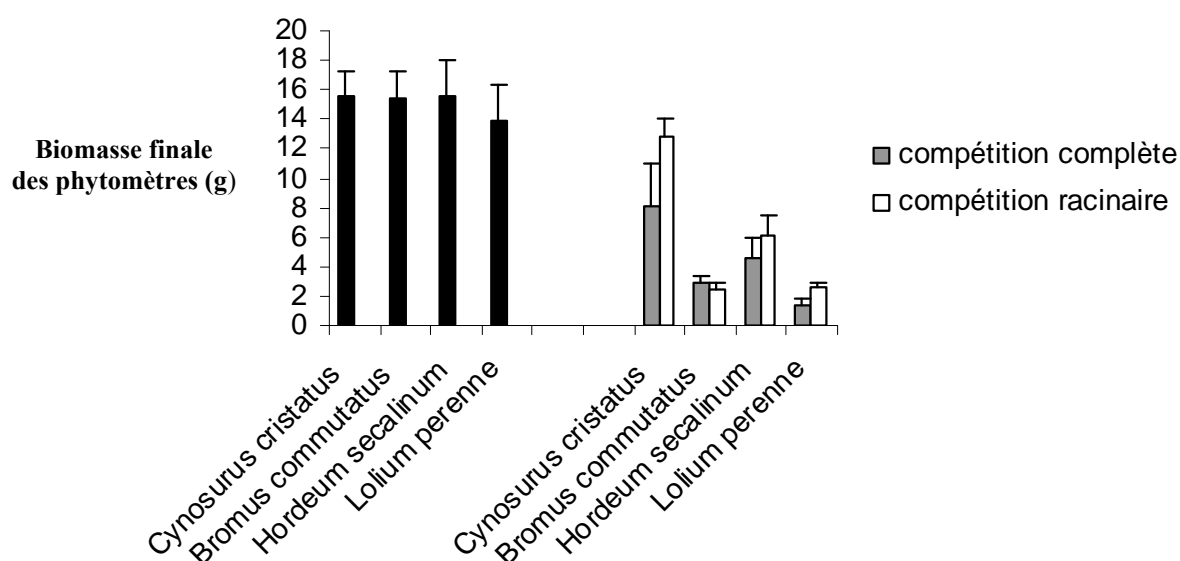


Figure 13 : Biomasse finale des phytomètres en fonction de l'identité du compétiteur (*Cynosurus cristatus*, *Bromus commutatus*, *Hordeum secalinum*, *Lolium perenne*) et du traitement de compétition (complète, racinaire). La biomasse moyenne des phytomètres en absence de compétiteur est également présenté en fonction de l'espèce à laquelle ils ont été associés ensuite pour le calcul des effets compétiteurs.

Tableau 2 : Résultats des ANOVA testant les effets de l'identité de l'espèce constituant la matrice de voisins (*Cynosurus cristatus*, *Bromus commutatus*, *Hordeum secalinum*, *Lolium perenne*) et du traitement de compétition (racinaire, complète) sur la biomasse des phytomètres.

	d.l.	F	p
identité de l'espèce	3	17.90	<0.001
compétition	1	3.90	0.052
espèce*compétition	3	3.72	0.215
résidus	72		
total	78		

Les résultats sont identiques que l'on considère la biomasse totale, la biomasse aérienne ou la biomasse racinaire. Les biomasses finales aérienne et racinaire sont en effet significativement et positivement corrélées (Fig. 19; C0: $r=0.718$, $p<0,001$; C1 : $r=0.723$, $p<0.001$; C2 : $r=0.791$, $p<0.001$; global: $r=0.791$, $p<0.001$).

Discussion

Aptitudes à la compétition racinaire

En situation de compétition racinaire, la hiérarchie compétitive est très marquée. Les hiérarchies compétitives basées sur la réponse à la compétition racinaire et sur l'effet compétiteur racinaire sont très proches. *Lolium perenne* et *Bromus commutatus* sont caractérisés par les plus fortes aptitudes à la compétition racinaire ; *Cynosurus cristatus* et *Elymus repens* sont caractérisés par les plus faibles aptitudes à la compétition racinaire ; *Hordeum secalinum* est caractérisé par des aptitudes à la compétition racinaire intermédiaires.

L'effet compétiteur racinaire des plantes est liée à leur biomasse aérienne (et racinaire puisque les deux sont corrélées). Toutefois, comme déjà mis en évidence dans d'autres études (Goldberg & Fleetwood, 1987; Goldberg & Landa, 1991; Fraser & Milette, 2008), les contrastes de biomasse finale entre plantes n'expliquent pas la totalité des différences d'effet compétiteur entre espèces. Comme proposé par Goldberg (1990), l'effet compétiteur des plantes est lié à leur aptitude à l'acquisition des ressources. En effet, les plantes caractérisées par une stratégie d'acquisition rapide des ressources, *Lolium perenne*, *Bromus commutatus* et *Hordeum secalinum* sont les plus compétitives. Par contraste, les plantes caractérisées par des traits témoignant d'une stratégie conservatrice vis à vis des ressources, *Elymus repens* et *Cynosurus cristatus*, sont les moins compétitives.

Par contraste avec l'effet compétiteur, il a été proposé que la réponse à la compétition repose sur des stratégies et donc des traits variés (Goldberg, 1990; Goldberg & Landa, 1991; Keddy *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2010; Fraser & Milette, 2008). Par exemple, une croissance lente et un faible taux de croissance (stratégie conservatrice) peuvent permettre de tolérer une diminution du niveau de ressource liée à la présence de voisins, mais un taux de croissance élevé et un taux d'acquisition des ressources rapide peuvent également permettre de s'accaparer les ressources avant ses voisins et donc de minimiser leur influence. Ceci explique que l'on n'observe souvent aucun lien entre effet compétiteur et réponse à la compétition (Goldberg & Landa, 1991; Cahill *et al.*, 2005; Fraser & Milette, 2008). Dans cette

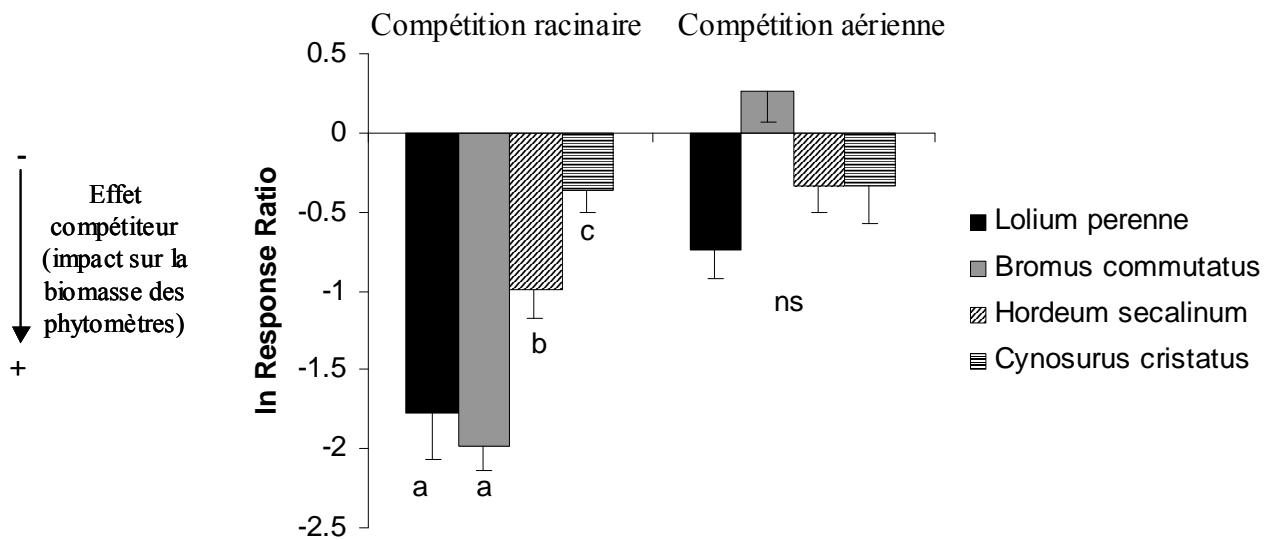


Figure 14 : Effets compétiteurs racinaire et aérien. Plus l'indice utilisé [$\ln(\text{response ratio})$] est faible, plus l'effet compétiteur (impact sur les phytomètres) est fort. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre espèces (test post-hoc de Fisher) et reflètent donc la hiérarchie compétitive.

étude, l'effet compétiteur racinaire et la réponse à la compétition racinaire sont liés. Il est attendu que la réponse à la compétition et l'effet compétiteur soient liés lorsqu'ils sont déterminés par les mêmes traits (Goldberg, 1990). Dans le système étudié, les stratégies conservatrices de *Elymus repens* et *Cynosurus cristatus* ne permettent pas de tolérer l'influence racinaire de voisins, et la réponse à la compétition comme l'effet compétiteur reposent probablement sur l'aptitude à s'accaparer les ressources.

Aptitudes à la compétition aérienne

Les espèces ne diffèrent pas significativement dans leurs aptitudes à la compétition aérienne. Les espèces n'ont presque pas été affectées par l'influence aérienne de voisins (réponse à la compétition) et ont peu affecté la croissance des phytomètres (effet compétiteur). Ces résultats suggèrent que les espèces étudiées sont toutes caractérisées par de faibles effets compétiteurs aériens et de fortes réponses à la compétition aérienne. Il est possible que les conditions expérimentales n'aient pas permis de réduire suffisamment la lumière pour pouvoir évaluer les aptitudes des espèces à la compétition aérienne. En effet, la faible surface sur laquelle l'expérimentation est conduite (en pot) ne permet pas de créer une matrice aussi dense que dans une prairie non pâturée. Il est donc possible que les espèces diffèrent malgré tout dans leurs aptitudes à la compétition aérienne mais que les conditions expérimentales n'aient pas permis de le mettre en évidence.

Réponse à la défoliation

Lolium perenne est l'espèce la plus affectée par la défoliation. Cette espèce est pourtant généralement considérée comme résistante à la défoliation (Grime *et al.*, 1988). Le fort impact de la défoliation sur cette espèce tient au fait que, en comparaison des autres espèces, les traitements de défoliation lui font perdre une plus forte proportion de sa biomasse. En effet, son fort taux de croissance lui permet de maintenir une plus forte proportion de sa biomasse au dessus de 6cm. Malgré ce fort impact de la défoliation, cette espèce est caractérisée par la plus forte productivité et la plus forte biomasse finale quelle que soit la fréquence de défoliation. Le fort impact de la défoliation sur cette espèce ne suffit donc pas à la rendre moins performante que les autres en situation de défoliation intense.

Si l'on considère les performances en situation défoliée comme indicateur de la résistance à la défoliation, les espèces sont classées dans le même ordre que selon leurs aptitudes à la compétition racinaire : *Lolium perenne*, suivi de *Bromus commutatus* et

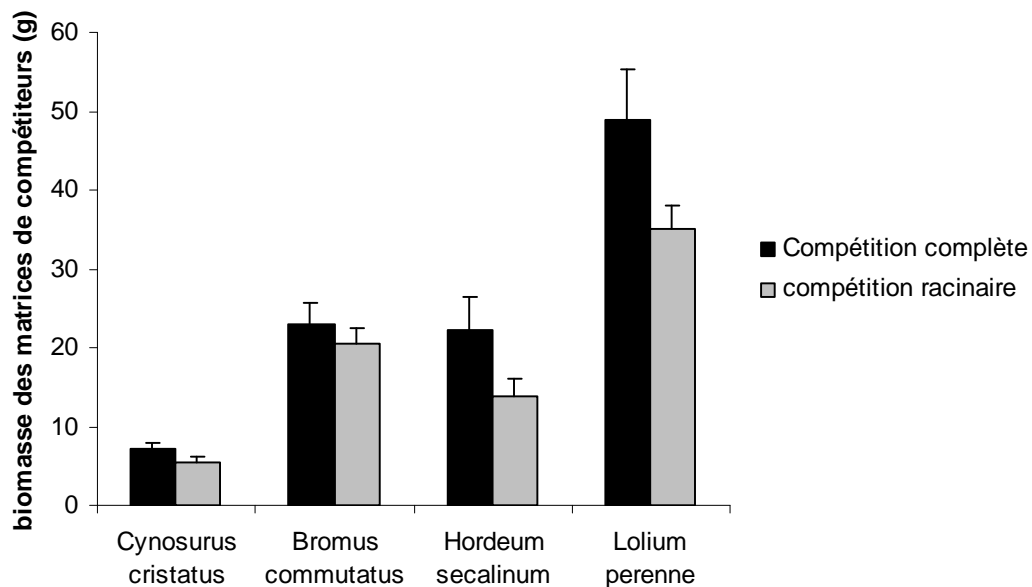


Figure 15 : Biomasse des matrices de compétiteurs en fonction de l'identité de l'espèce et du traitement de compétition (racinaire ou complète).

Tableau 3 : Résultats de l'ANOVA testant les effets de l'identité de l'espèce et du traitement de compétition (racinaire ou complète) sur la biomasse finale des matrices de compétiteurs.

	d.l.	F	p
Identité de l'espèce	3	47.62	<0.001
Traitement de compétition	1	9.49	<0.01
Espèce*compétition	3	1.81	0.153
résidus	71		
total	78		

Hordeum secalinum, puis *Cynosurus cristatus* et *Elymus repens*.

Aptitudes à la compétition et structure de la végétation

Nous avons fait l'hypothèse que les abondances des espèces en situation de pâturage intense seraient liées à leurs aptitudes à la compétition racinaire. *Elymus repens* et *Lolium perenne*, respectivement les espèces les moins abondantes et les plus abondantes en situation pâturée sont effectivement situées au deux extrêmes de la hiérarchie basée sur les aptitudes à la compétition racinaire. De même, *Hordeum secalinum* présente à la fois une abondance en situation pâturée et des aptitudes à la compétition racinaire intermédiaires. En revanche, *Bromus commutatus* est caractérisé par de fortes aptitudes à la compétition racinaire alors qu'il est peu abondant en situation de pâturage intense. *Cynosurus cristatus* est caractérisé par de faibles aptitudes à la compétition racinaire alors qu'il est abondant en situation pâturée. Si les aptitudes à la compétition racinaire expliquent partiellement la structure de la végétation, elle ne sont donc pas le seul déterminant de la structure de la végétation en situation pâturée. On peut toutefois noter que les aptitudes à la compétition racinaire expliquent beaucoup mieux la structure de la végétation en situation pâturée qu'en absence de pâturage ce qui témoigne de sa plus grande importance pour la structure de la végétation en situation pâturée qu'en absence de pâturage. Il a été proposé que l'effet compétiteur soit plus important pour la structure de la végétation que la réponse à la compétition lorsque la compétition est symétrique (Goldberg, 1990; Goldberg & Landa, 1991) comme c'est le cas de la compétition racinaire (Cahill, 1999; Cahill & Casper, 2000). Ici, ces deux paramètres étant corrélés, il n'est pas possible de tirer de conclusions quant aux importances relatives de ces deux paramètres pour la structure de la végétation.

Comme nous l'avons proposé, la résistance des espèces à la défoliation est corrélée positivement à leur aptitude à la compétition racinaire. Il est possible que dans le système étudié les traits indiquant une forte résistance aux effets directs du pâturage et une forte aptitude à la compétition racinaire soient les mêmes. Ces traits reflètent une stratégie d'acquisition rapide des nutriments du sol permettant de s'accaparer les ressources et de minimiser les impacts directs des herbivores grâce à une repousse rapide. Outre les traits évoqués lors de la présentation des espèces (surface spécifique foliaire, teneur en azote des feuilles,...), la taille du système racinaire pourrait jouer un rôle dans les aptitudes à la compétition racinaire et la réponse à la défoliation. En effet, *Lolium perenne*, l'espèce la plus apte à la compétition racinaire et la plus abondante en situation fortement pâturée est caractérisée par la plus forte biomasse racinaire. Cela explique la plus forte biomasse racinaire

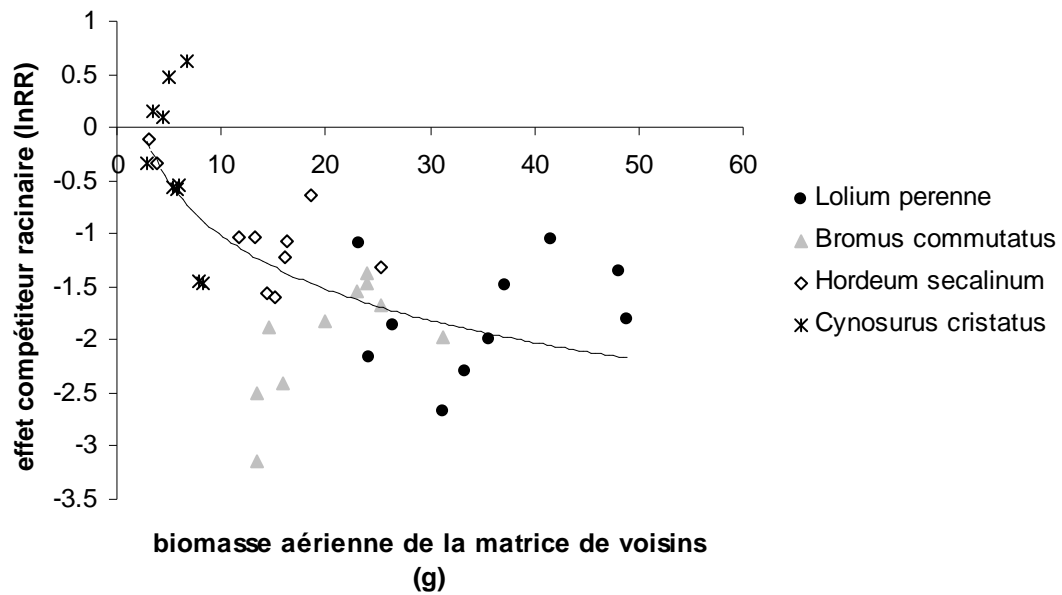


Figure 16 : Lien entre l'effet compétiteur des espèces en situation de compétition racinaire et la biomasse aérienne de la matrice.

observée *in natura* en situation de pâturage intense.

Comme attendu, les aptitudes à la compétition racinaire n'expliquent pas la structure de la végétation en absence de pâturage. Toutefois, contrairement à ce que nous pensions, les aptitudes à la compétition aérienne telles que nous les avons mesurées ne l'expliquent pas non plus. Comme évoqué plus haut, il est probable que nous ne soyons pas parvenu à créer des conditions de compétition pour la lumière suffisamment intenses pour détecter des différences entre espèces. In *natura*, en absence de pâturage, *Elymus repens* domine la végétation avec un recouvrement relatif dépassant 90%. L'intensité de la compétition mesurée *in natura* en absence de pâturage est donc quasiment équivalente à une mesure de l'effet compétiteur de *Elymus repens*. Dans ces conditions, aucun des phytomètres n'a survécu en situation de compétition totale alors que 80% ont survécu en situation de compétition racinaire, attestant d'un fort effet compétiteur aérien de *Elymus repens*. Il est donc probable que malgré nos résultats, la dominance de cette espèce en absence de pâturage soit liée à son effet compétiteur.

Conclusion

Ces expérimentations nous ont permis de valider certaines de nos hypothèses : les espèces diffèrent dans leur aptitudes à la compétition racinaire ; la structure de la végétation en situation pâturée est liée à l'aptitude à la compétition racinaire ; la résistance des espèces à la défoliation et leur aptitude à la compétition racinaire sont liées.

Nous n'avons pas pu mettre en évidence de hiérarchie compétitive basée sur les aptitudes à la compétition aérienne mais il est probable que cela soit lié à des conditions expérimentales inappropriées. De toute évidence, l'expérimentation précédente réalisée *in natura* atteste d'un fort effet compétiteur aérien de *Elymus repens* pouvant expliquer sa très forte dominance en absence de pâturage.

Même s'il reste des points à éclaircir, ces résultats indiquent que la compétition joue un rôle important dans la structuration de la végétation tout le long du gradient de pâturage.

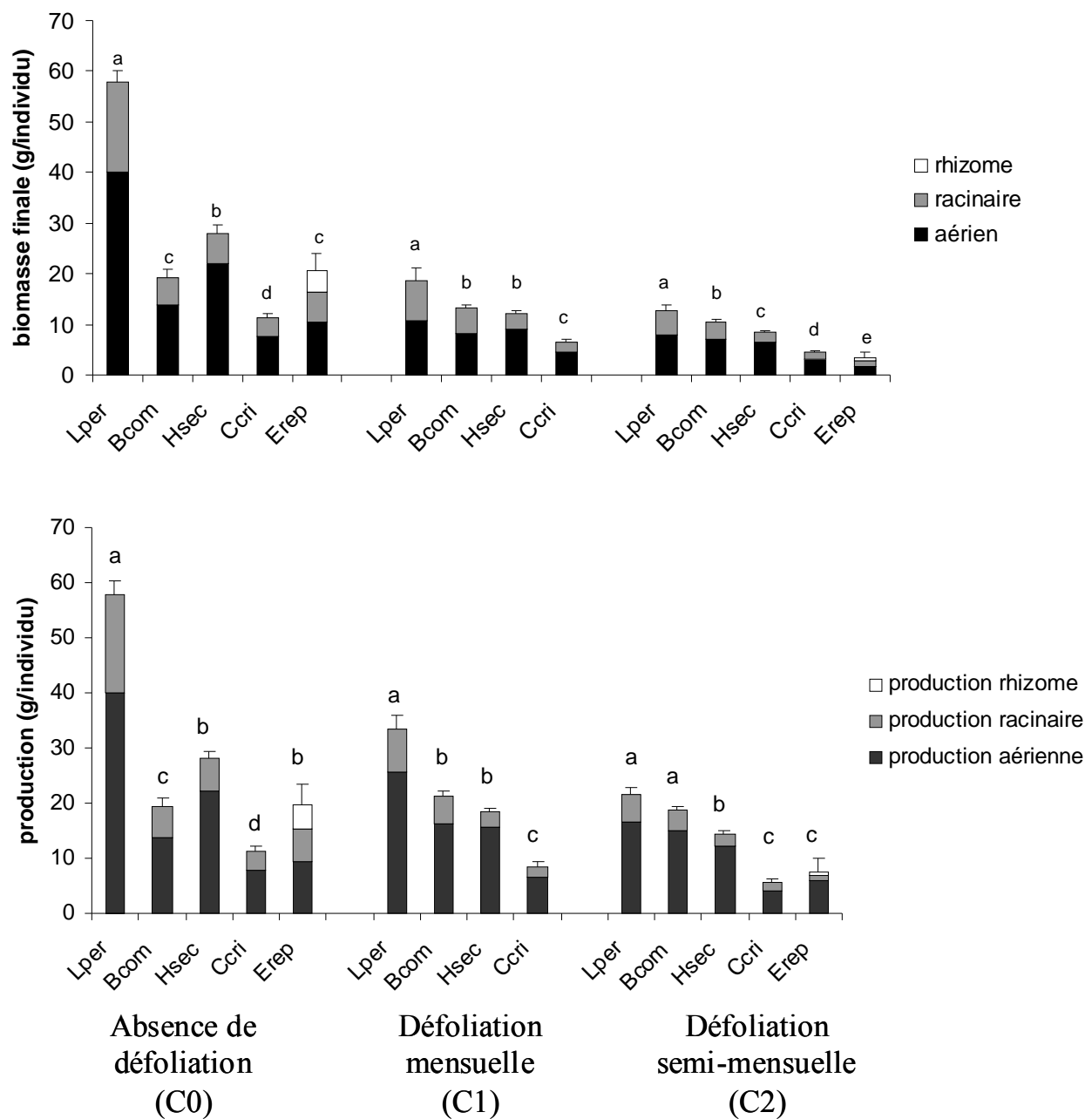


Figure 17 : Biomasse finale et production des espèces (parties aériennes, racines et rhizomes) en fonction de la fréquence de défoliation. Pour chaque fréquence de défoliation, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre espèces (test post-hoc de Fisher) au niveau de la biomasse totale. Lper: *lolium perenne*, Bcom: *Bromus commutatus*, Hsec: *Hordeum secalinum*, Ccri: *Cynosurus cristatus*, Erep : *Elymus repens*.

IV conclusion

Nos résultats sont partiellement en accord avec le modèle de « competitive reduction » présenté en introduction. En effet, l'importance pour la structure des communautés de la compétition pour la lumière diminue le long du gradient de pâturage et celle de la résistance aux effets directs du pâturage augmente. Toutefois, contrairement aux hypothèses de ce modèle, la compétition est intense et importante pour la structuration de la végétation tout le long du gradient de pâturage en raison de l'augmentation de l'importance de la compétition racinaire. De plus, il n'y a pas de trade-off entre les aptitudes des espèces à la compétition et leurs résistances aux effets directs du pâturage. L'aptitude à la compétition racinaire et la résistance aux effets directs du pâturage sont en effet corrélées positivement.

Nos résultats sont donc davantage en accord avec le modèle de « competitive change ». Les plantes les plus compétitives en situation pâturée et en absence de pâturage diffèrent en raison de la variation de l'importance relative de la compétition aérienne et de la compétition racinaire. En absence de pâturage, la structure de la végétation repose sur les aptitudes à la compétition aérienne. En situation pâturée, la structure de la végétation repose (i) sur la réponse des espèces aux effets directs du pâturage (défoliation) et (2) sur les aptitudes des espèces à la compétition racinaire, c'est à dire sur la réponse des espèces aux effets indirects du pâturage sur la disponibilité des ressources du sol. La réponse des plantes aux effets directs et aux effets indirects du pâturage sont corrélées positivement et reposent probablement sur les mêmes traits.

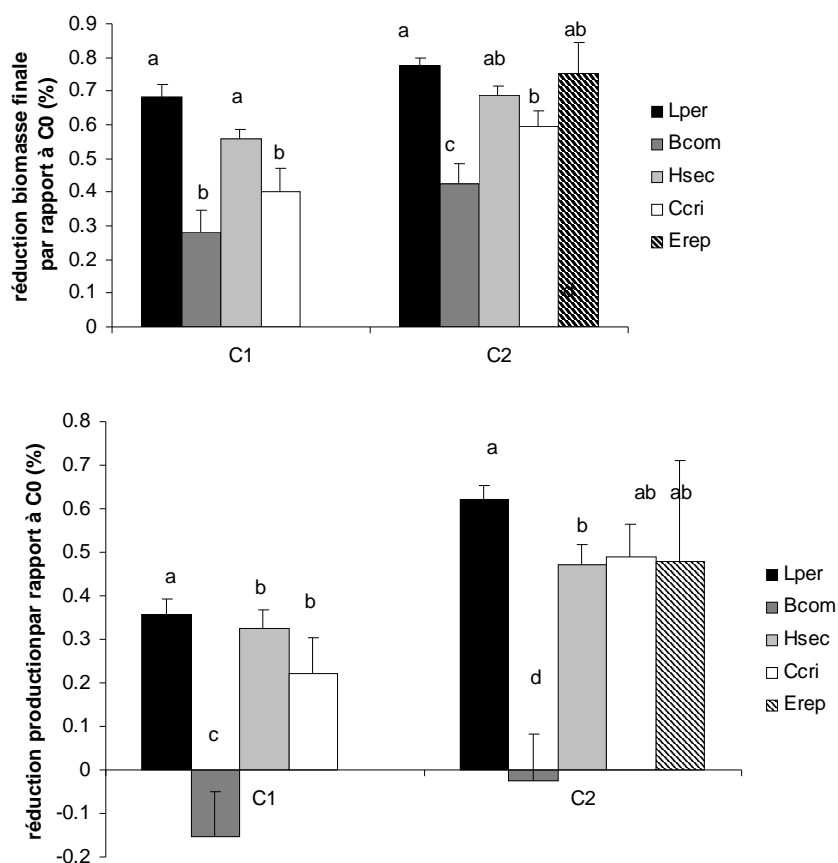


Figure 18 : Réponse à la défoliation en fonction de la fréquence de défoliation. La réponse à la défoliation a été calculée comme le pourcentage de réduction de biomasse finale ou de la production par rapport à la situation non défoliée. Pour chaque fréquence de défoliation, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre espèces (test post-hoc de Fisher). C1: défoliation mensuelle, C2: défoliation semi-mensuelle.

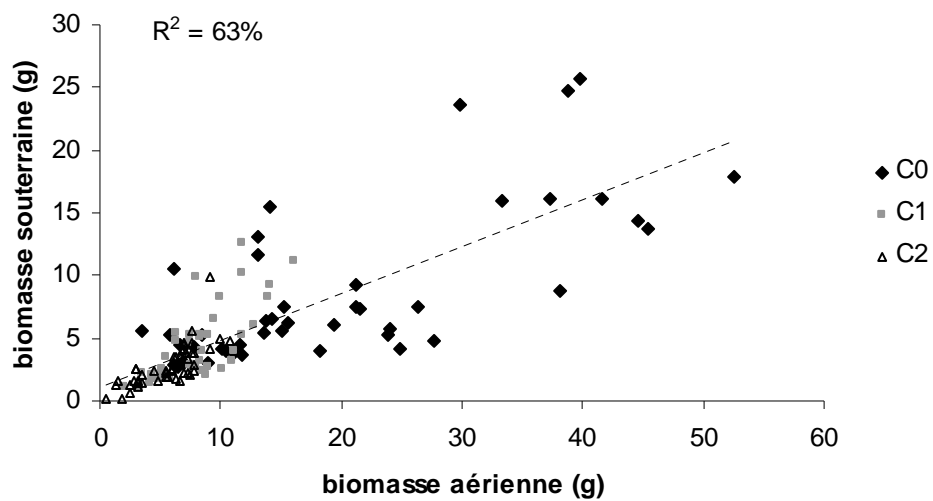


Figure 19 : Lien entre la biomasse aérienne et la biomasse racinaire des individus des 5 espèces aux 3 fréquences de défoliation. C0: absence de défoliation, C1: défoliation mensuelle, C2: défoliation semi-mensuelle.

DISCUSSION GENERALE

DISCUSSION GENERALE

Les prairies semi-naturelles humides des communaux du Marais Poitevin sont caractérisées par une forte hétérogénéité spatiale de la structure de la végétation. Cette hétérogénéité se présente sous la forme d'une mosaïque de types de patches de végétation caractérisés par des compositions floristiques et des abondances relatives des espèces contrastées. Cette hétérogénéité est le résultat de variations de la topographie qui contrôle la durée annuelle d'inondation et, en situation pâturée, de l'hétérogénéité du patron de pâturage des herbivores.

Cette hétérogénéité est un déterminant important de la richesse et la diversité floristique de ces prairies. Nous avons pu quantifier l'importance de cette hétérogénéité pour la richesse et la diversité floristiques des parcelles. En situation pâturée comme en absence de pâturage, les variations topographiques sont le principal déterminant de la richesse et de la diversité des prairies. En situation pâturée, l'hétérogénéité de la pression de pâturage contribue 5 fois moins à la richesse et à la diversité floristique des parcelles étudiées que les variations topographiques. En terme de gestion de la biodiversité, le maintien d'une variation spatiale de la durée annuelle d'inondation au sein des prairies est donc essentiel.

Le pâturage constitue également un outil intéressant dans l'optique de la préservation de la diversité floristique des prairies communales du Marais Poitevin. La richesse et la diversité spécifiques des trois communautés discriminées par les variations topographiques sont en effet plus fortes dans les parcelles pâturées qu'en absence de pâturage. L'hétérogénéité induite par le patron pâturage au sein de chacune de ces communautés est un déterminant important de l'impact positif des herbivores sur la richesse et sur la diversité floristiques des trois communautés. Cette hétérogénéité dans l'utilisation du couvert végétal par les animaux est le déterminant essentiel de l'impact du pâturage sur la richesse floristique des communautés. Sa contribution à l'impact des herbivores sur la diversité est moins importante. Elle y contribue malgré tout à hauteur de 60% dans la communauté hygrophile des enclos pâturés par des chevaux. Une part importante de l'impact positif du pâturage sur la diversité s'explique également par des mécanismes intervenant au niveau intra-patch. Ces mécanismes contribuent peu à l'impact positif du pâturage sur la richesse spécifique des communautés mais conduisent à une distribution plus équitable des abondances entre espèces.

L'impact positif du pâturage sur la diversité et la richesse floristiques des prairies des communaux du Marais Poitevin résulte donc à la fois (i) des variations de composition floristique et d'abondances relatives des espèces entre patchs, et (ii) de l'impact des herbivores sur la diversité de la végétation à l'échelle intra-patch. Les différentes études présentées dans ce manuscrit permettent de nous éclairer sur les mécanismes associés à ces deux composantes de l'impact des herbivores sur la diversité et la richesse floristique. Ce sera l'objet des deux premières parties de cette discussion générale.

L'impact du pâturage sur la structure de la végétation à l'échelle intra-patch et les variations de structure entre types de patchs ont des conséquences sur les processus écosystémiques. Ces processus sont liés aux services rendus par les écosystèmes sur le plan environnemental et agronomique. Identifier un lien entre les variations de la structure des communautés et les variations du fonctionnement écosystémique peut donc présenter un intérêt en terme de gestion des prairies. Ce sera l'objet de la troisième partie de cette discussion.

1. Mécanismes associés aux variations de composition floristique entre types de patchs

L'intensité de la pression de pâturage influence la composition floristique

Dans les trois communautés rencontrées dans les prairies étudiées, la composition floristique et les abondances relatives des espèces sont fortement influencées par l'intensité de la pression de pâturage. Le pâturage entraîne une diminution de l'abondance des espèces dominant les communautés en absence de pâturage, *Elymus repens* pour la communauté mésophile, *Juncus gerardi* pour la communauté méso-hygrophile et *Agrostis stolonifera* pour la communauté hygrophile. Plus la végétation est soumise à une pression de pâturage importante, plus l'abondance de ces espèces diminue. En parallèle, on observe une forte augmentation de l'abondance d'espèces absentes dans l'exclos : *Hordeum secalinum*, *Cynosurus cristatus* et *Lolium perenne* dans la communauté mésophile, *Hordeum secalinum* et *Plantago coronopus* dans la communauté méso-hygrophile, *Trifolium fragiferum* dans la communauté hygrophile.

Le pâturage à des effets directs sur les plantes et des effets indirects sur leur environnement biotique et abiotique

Les variations de la composition floristique, de la richesse spécifique et de la diversité spécifique observées le long du gradient de pâturage sont le résultat des variations de l'importance des différents filtres environnementaux associés au pâturage. Les différentes études présentées dans ce manuscrit ont permis d'évaluer certains paramètres associés aux effets directs des herbivores sur les plantes et indirects sur leur environnement abiotique et biotique.

Le long du gradient de pâturage, le taux de consommation de la biomasse disponible varie de 0 (absence de pâturage) à plus de 70%, dans les trois communautés. Concernant les paramètres abiotiques, l'augmentation de l'intensité du pâturage est associée à une augmentation de la disponibilité de l'azote dans le sol et à une diminution de la disponibilité de la lumière. Concernant les paramètres biotiques, évalués uniquement pour la communauté mésophile, l'intensité de la compétition pour la lumière diminue le long du gradient de pâturage tandis que l'intensité de la compétition racinaire ne varie pas. Cela entraîne une inversion de l'importance relative la compétition aérienne et racinaire le long du gradient. En absence de pâturage, l'intensité de la compétition pour la lumière est plus forte que l'intensité de la compétition racinaire ; dans les patches fortement pâturés, la compétition racinaire est plus intense que la compétition pour la lumière.

Les traits des espèces déterminent leur réponse aux variations de l'intensité du pâturage

Nous avons pu identifier certains traits associés à la réponse des espèces au pâturage. Il est possible de mettre en relation les variations des valeurs de ces traits le long du gradient de pâturage avec les impacts directs des herbivores sur les plantes et avec leur influence sur l'environnement biotique et abiotique.

Nous avons montré que l'augmentation de l'intensité du pâturage entraîne une augmentation de l'abondance des plantes caractérisées par des valeurs de traits procurant une forte aptitude à l'acquisition des ressources. Les espèces dont l'abondance augmente le long du gradient de pâturage sont ainsi caractérisées par une plus forte surface spécifique foliaire, une plus forte teneur en azote des feuilles, une plus faible teneur en matière sèche et en carbone des feuilles. La réponse positive au pâturage des plantes caractérisées par une stratégie acquisitrice vis à vis des ressources peut résulter à la fois de leur réponse à la défoliation, à la compétition racinaire et à la disponibilité des ressources nutritives. Une stratégie d'acquisition rapide des ressources est en effet associée à une fort taux de croissance

qui permet une repousse rapide entre deux épisodes de défoliation, ce qui minimise l'impact de la perte de biomasse. Ce type de stratégie n'est toutefois viable qu'à la condition que les ressources nécessaires à la croissance soient abondantes. L'impact positif du pâturage sur la disponibilité de l'azote peut donc favoriser l'expression de ce type de stratégie en situation pâturée. Enfin, un taux d'acquisition des nutriments rapide permet de s'accaparer les ressources nutritives du sol au détriment des plantes voisines et procure donc un avantage compétitif lorsque la compétition est principalement racinaire comme c'est le cas en situation de pâturage intense.

L'augmentation de l'intensité du pâturage est également associée à une diminution de la hauteur des espèces et à une augmentation de la biomasse du système racinaire (communauté mésophile). Ces variations des valeurs des traits des espèces le long du gradient de pâturage peuvent être reliées à l'augmentation de l'importance relative de la compétition racinaire par rapport à la compétition aérienne. Une faible hauteur est peu préjudiciable dans un couvert très pâturé où la compétition pour la lumière est faible. En revanche, une forte biomasse racinaire peut permettre une plus grande efficacité dans l'acquisition des ressources nutritives du sol. L'augmentation de la biomasse racinaire le long du gradient de pâturage peut également traduire une meilleure résistance aux impacts directs des herbivores des plantes caractérisées par une allocation importante de leurs ressources aux organes souterrains non affectés directement par les herbivores.

2. Mécanismes associés à l'impact des herbivores sur la diversité à l'échelle intra-patch

Impact du pâturage sur la diversité et la richesse spécifique à l'échelle intra-patch

En situation pâturée, à l'échelle intra-patch, l'impact du pâturage sur la diversité et la richesse floristiques peut varier d'un type de patch à l'autre. Concernant la diversité, dans les trois communautés, elle est toujours nettement supérieure à la diversité observée en absence de pâturage, et les contrastes entre types de patches sont bien moins importants que les contrastes entre patches pâturés et végétation non pâturée des exclos. En revanche, concernant la richesse spécifique, le pâturage ne conduit pas en moyenne à une plus forte richesse spécifique à l'échelle du patch. Comme déjà précisé plus haut, le contraste entre l'impact des herbivores sur la diversité floristique et sur la richesse spécifique indique que, à l'échelle intra-patch, l'impact positif du pâturage sur la diversité repose essentiellement sur une

répartition plus homogène des abondances des espèces (plus forte équitabilité) en situation pâturée, sans augmentation significative de richesse spécifique.

Diminution de l'intensité de la compétition pour la lumière

L'impact du pâturage sur la diversité spécifique à l'échelle intra-patch pourrait être lié à la diminution de l'intensité de la compétition interspécifique. On associe effectivement généralement négativement la diversité spécifique à l'intensité de la compétition (Grime, 1979; Huston, 1979). Goldberg & Miller (1990) ont montré que la compétition pour la lumière avait un impact plus important que la compétition racinaire sur la diversité. Cela peut s'expliquer par le fait que, contrairement à la compétition racinaire, la compétition aérienne est asymétrique (Cahill, 1999, 2000) : une légère différence de taille entre deux plantes peut avoir pour conséquence un accaparement disproportionné par la plus grande de l'ensemble de la ressource lumineuse. L'impact négatif du pâturage sur l'intensité de la compétition pour la lumière pourrait donc être une explication à son impact positif sur la diversité des patches pâturés.

Hétérogénéité à l'échelle intra-patch

A l'échelle du patch, la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle sont positivement corrélées. La symétrie entre les patrons de diversités spécifique et fonctionnelle suggère que les mécanismes impliqués dans l'impact du pâturage sur la diversité à l'échelle intra-patch reposent sur des différences fonctionnelles entre espèces. Une approche fonctionnelle de la diversité peut donc nous éclairer sur les déterminismes de l'impact du pâturage sur la diversité floristique à cette échelle.

L'impact positif des herbivores sur la diversité fonctionnelle peut paraître contradictoire avec le fait que le pâturage filtre les espèces sur la base de leur traits fonctionnels. Il faut toutefois souligner que les liens entre les traits des espèces et leur réponse au pâturage qui ont été montrés concernent principalement les espèces abondantes. Il est possible que différentes stratégies permettent à une espèce d'être présente en situation pâturée. Certaines valeurs de traits permettent de faire partie des espèces dominantes. Il s'agit des traits évoqués dans la section précédente. D'autres valeurs de traits, voire d'autres traits, permettent à une espèce d'être présente sans faire partie des espèces dominantes.

Dans ce manuscrit, nous avons insisté sur l'hétérogénéité inter-patches générée par les herbivores. Les herbivores sont également susceptibles de générer de l'hétérogénéité

environnementale à une échelle fine, inférieure à celle du patch. Chaque type de patch est caractérisé par des conditions environnementales « moyennes » ou « dominantes » que nous avons caractérisées. Localement, les conditions environnementales peuvent légèrement s'écarter des conditions dominantes en raison d'une micro-hétérogénéité associée au pâturage. Ces micro-variations des paramètres biotiques et abiotiques de l'environnement peuvent constituer des opportunités de recrutement pour des espèces peu tolérantes aux conditions environnementales dominantes. On peut supposer que les traits qui permettent à une espèce de présenter une forte abondance dans un type de patch sont les traits associés aux « conditions dominantes » de l'environnement. Diverses autres combinaisons de valeurs de traits peuvent être favorables très localement en raison d'un écart aux conditions environnementales dominantes.

Nous avons pu observer qu'à l'échelle d'un patch les espèces dominantes varient peu d'un relevé floristique à l'autre alors que les espèces subordonnées changent davantage. Cette observation est en accord avec l'hypothèse que des microsites caractérisés par des paramètres biotiques et abiotiques qui s'écartent des conditions dominantes sont favorables à l'installation des espèces subordonnées.

Si ces micro-variations environnementales sont plus importantes en situation pâturée qu'en absence de pâturage, la place pour des stratégies s'écartant de celles adaptées aux conditions dominantes de l'environnement est plus importante en situation pâturée. Cela peut permettre à une plus forte diversité fonctionnelle et spécifique de s'exprimer, et conduire comme observé à une plus forte équitabilité des abondances des espèces en situation pâturée qu'en absence de pâturage.

3. Conséquences pour le fonctionnement écosystémique

Outre son impact sur la structure des communautés végétales, l'intensité du pâturage a une influence sur les processus écosystémiques. Nous avons montré que le patron hétérogène de pâturage avait pour conséquence des variations des processus écosystémiques associés aux cycles de l'azote et du carbone.

Nous n'avons pas identifié de lien entre la richesse ou de diversité spécifiques et les processus écosystémique. En revanche, nous avons mis en évidence des relations entre les traits des espèces présents dans les différents types de patches et certains de ces processus.

Cela souligne l'importance d'une approche fonctionnelle dans le cadre du lien entre structure des communautés et fonctionnement des écosystèmes.

Les différentes théories associées au lien entre structure fonctionnelle des communautés et fonctionnement des écosystèmes donnent plus ou moins de poids à la diversité des traits des espèces et aux traits des espèces dominantes (Mokany *et al.*, 2008; Schumacher & Roscher, 2009). Ces deux paramètres peuvent avoir une influence sur les processus écosystémiques. Dans les prairies humides du Marais Poitevin, il apparaît que les valeurs des traits des espèces dominantes sont de meilleurs indicateurs du fonctionnement écosystémique que la diversité des traits.

Ce résultat est intéressant dans l'optique d'une approche prédictive de l'impact du pâturage sur les processus écosystémiques. En effet, il montre que la mesure de traits facilement mesurables sur un petit nombre d'espèces peut suffire à évaluer les principaux aspects du fonctionnement de l'écosystème. Ainsi, nous avons montré que le remplacement, le long du gradient de pâturage, des espèces dominantes caractérisées par une stratégie conservatrice des ressources, par des espèces dominantes caractérisées par une stratégie d'acquisition des ressources conduit notamment à une augmentation du taux de minéralisation net de l'azote et du taux de croissance de la végétation (production primaire aérienne nette spécifique).

4. Conclusion et perspectives

Ce travail a permis de mettre en évidence l'impact du pâturage sur la structure des communautés et les conséquences fonctionnelles associées. Une approche fonctionnelle du lien entre (i) pâturage et structure des communautés et (ii) structure des communautés et processus écosystémiques a permis de mieux comprendre les mécanismes qui contrôlent ces relations.

Ce travail peut également constituer une étape vers une approche prédictive de l'impact du pâturage sur la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème pouvant se révéler d'une grande utilité dans l'optique de la gestion des prairies naturelles. D'une part, l'approche fonctionnelle peut aboutir à la construction d'indices simples, basés sur les traits des espèces dominantes permettant d'évaluer la nature et l'intensité des processus écosystémiques qui influencent les services rendus par les écosystèmes sur le plan

environnemental et agronomique. D'autre part, l'établissement de règles associant les traits des espèces aux conditions environnementales peut permettre de prévoir localement la réponse des communautés à une modification du mode de gestion. Cela peut permettre de choisir parmi différents scénarios de gestion envisagés. Prévoir la réponse des espèces peu abondantes apparaît toutefois plus délicat que prévoir celle des espèces abondantes, ce qui constitue une limite importante à la prédiction de l'impact de la gestion sur la biodiversité. Cette limite est également patente dans une étude de Shipley *et al.* (2006) qui proposent une approche statistique permettant de prédire l'abondance des espèces le long des gradients environnementaux. Cette méthode est d'une bonne précision globale mais montre un faible pouvoir prédictif quant à la richesse spécifique en raison de la difficulté à distinguer entre absence et abondance faible. Un challenge important en terme de prédiction de l'impact des modes de gestion sur la biodiversité est donc d'arriver à associer les traits des espèces à leur probabilité de présence dans un environnement donné. Une étude récente de Violle *et al.* (2010) réalisée sur le système prairial étudié dans ce manuscrit montre des résultats prometteurs dans ce domaine.

Enfin, ce travail montre que comprendre et prédire l'impact du pâturage sur la structure et le fonctionnement écosystémique d'une prairie nécessite de tenir compte de l'hétérogénéité qu'il génère. Cette hétérogénéité est notamment un déterminant important de l'impact des herbivores sur la richesse et la diversité floristiques prairiales en raison des variations spatiales de la composition floristique et des abondances des espèces qu'elle entraîne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aarssen, L.W., 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, 80: 183- 184.
- Ackerly, D.D., C. A. Knight, S. B. Weiss, K. Barton & K. P. Starmer, 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130: 449-457.
- Adler, P.B., D.A. Raff & W.K. Lauenroth, 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128: 465-479.
- Adler, P.B., D.G. Milchunas, W.K. Lauenroth, O.E. Sala & I.C. Burke, 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology*, 41: 653-663.
- Aerts, R. & F.S. Chapin III, 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1-67.
- Alados, C.L., A. ElAich, V.P. Papanastasis, H. Ozbekd, T. Navarro, H. Freitas, M. Vrahnakis, D. Larrosi & B. Cabezudo, 2004. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling*, 180: 523-535.
- Altesor, A., M. Oesterheld, E. Leoni, F. Lezama & C. Rodriguez, 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83-91.
- Amiaud B., B. Touzard, A. Bonis & J.B. Bouzillé, 2008. After grazing exclusion, is there any modification of strategy for two guerrilla species: *Elymus repens* (L.) Gould and *Agrostis Stolonifera* (L.)?. *Plant Ecology*, 197: 107-117.
- Amiaud, B., 1998. Dynamique végétale d'un écosystème prairial soumis à différentes modalités de pâturage. Exemple des communaux du Marais Poitevin. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Rennes 1
- Amiaud, B., J.B Bouzillé, F. Tournade & A. Bonis, 1998. Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western France. *Wetlands*, 18: 482-494.
- Augustine, D. J. & D.A. Frank, 2001. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology*, 82: 3149-3162.
- Augustine, D.J. & S.J. McNaughton, 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of*

Wildlife Management, 62: 1165-1183.

Austin, M.P. & B.O Austin, 1980. Behaviour of experimental plant communities along a nutrient gradient. *Journal of Ecology*, 68: 891-918.

Bailey-Serres, J. & L.A.C.J. Voesenek, 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 59: 313-339.

Baker, E.S.; H. Olff, M. Boekhoff, J.M. Gleichman & F. Berendse, 2004. Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. *Oecologia*, 138: 91-101.

Bakker, C., J.M. Blair & A.K. Knapp, 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands ?. *Oecologia*, 137: 385-391.

Bakker, E.S., M.E. Richtie, H. Olff, D.G. Milchunas & J.M.H. Knops, 2006. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 9: 780-788.

Bakker, J. P. , J. de Leeuw & S.E. van Wieren, 1984. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio*, 55: 153-161.

Bakker, J.P. 1998. The impact of grazing to plant communities. Pages 137-184 in WallisDeVries M.F., J.P. Bakker & S.E. Van Wieren. *Grazing and Conservation Management*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.

Baldwin, D.S. & A.M. Mitchel, 2000. The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems: a synthesis. *Regulated Rivers: Research & Management*, 16: 457-467.

Balvanera, P., A.B. Pfisterer, N. Buchmann, J.S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli & B. Schmid, 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9: 1146-1156.

Barradas, I. & J. E. Cohen, 1994. Disturbances allow coexistence of competing species. *Journal of Mathematical Biology*, 32: 663-676.

Belcher, J. W., P. A. Keddy & L. Twolan-Strutt, 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of ecology*, 83: 673-682.

Belsky, A.J., 1986. Does herbivores benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, 127: 870-892.

Benot, M.L., 2010. Importance des traits clonaux dans la réponse à la défoliation et au pâturage chez des plantes herbacées. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Rennes 1, France.

Benot, M.L., C. Mony, M. Amandine, B. Marion, J.B. Bouzillé & A. Bonis, 2010. Clonal growth strategies along flooding and grazing gradients in Atlantic coastal Meadows. *Folia Geobotanica*.

Biondini, M.E., B.D. Patton & P.E. Nyren, 1998. Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications*, 8: 469-479.

Bonis, A., J.B. Bouzillé, B. Amiaud & G. Loucougaray, 2005. Plant community patterns in old embanked grasslands and the survival of halophytic flora. *Flora*, 200: 74-87.

Bouzillé, J.B., 1992. Structure et dynamique des paysages, des communautés et des populations végétales des marais de l'ouest. Thèse d'état, spécialité écologie. Université de Rennes 1, pp. 303.

Bouzillé, J.B. & F. Tournade, 1990. Sols et végétation des prairies naturelles humides du Marais Poitevin. L'exemple des marais communaux. Rapport d'étude, Parc Naturel Régional du Marais Poitevin ; Ministère de l'Agriculture, pp. 98.

Briske D.D., 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. Pages 33-67 in J. Hodgson J & A.W. Illius. *The Ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford.

Brooker, R., Z. Kikvidze, F.I. Pugnaire, R.M. Callaway, P. Choler, C.J. Lortie & R. Michalet, 2005. The importance of importance. *Oikos*, 109: 63-70.

Bullock, J.M., B. Clear Hill, M.P. Dale & J. Silvertown, 1994. An experimental study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. *Journal of Applied Ecology*, 31: 493-507.

Bullock, J.M., J. Franklin, M.J. Stevenson, J. Silvertown, S.J. Coulson, S.J. Gregory & R. Tofts, 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, 38: 253-267.

Burke, I.C., W.K. Lauenroth & W.J. Parton, 1997. Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands. *Ecology*, 78: 1330-1340.

Benot, M.L., C. Mony, A. Merlin, B. Marion, J.B. Bouzillé & A. Bonis, 2010. Clonal growth strategies along flooding and grazing gradients in Atlantic Coast Meadows. *Folia Geobotanica*.

Cahill Jr, J. F. & B.B. Casper, 2000. Investigating the relationship between neighbour root biomass and belowground competition: field evidence for symmetric competition belowground. *Oikos*, 90: 311-320.

Cahill Jr, J. F., 2002. What evidence is necessary in studies which separate root and shoot competition along productivity gradients? *Journal of ecology*, 90: 201-205.

Cahill Jr, J.F., 1999. Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field. *Ecology*, 80: 466-480.

Cahill Jr, J.F., 2003. Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grasslands species. *Journal of Ecology*, 91: 532-540.

Callaway, R. M., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F.I. Pugnaire, B. Newingham, E.T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze & B.J. Cook, 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417: 844-848.

Campbell, B.D. & J.P. Grime, 1992. An experimental test of plant strategy theory. *Ecology*, 73: 15-29.

Chapin, F.S. III, 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. Pages 287-312 in Ehleringer, J.R. & C.B. Field. *Scaling physiological processes. Leaf to globe*. Academic Press, Inc., San Diego, CA, USA.

Cid, M.S. & M.A. Bizuela, 1998. Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Range Management*, 51: 644-649.

Cingolani, A. M., M. Marcelo, D.E. Gurvich, D. Renison & S. Diaz, 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits?. *Journal of Vegetation Science*, 18: 911-920.

Cingolani, A.M., G. Posse & M. B. Collantes, 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 42: 50-59.

Cingolani, A.M., I. Noy-Meir & S. Diaz, 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 5: 757-773.

Clary, W.P., 1995. Vegetation and soil responses to grazing simulation on riparian meadows. *Journal of Range Management*, 48: 18-25.

Coley, P.D., J.P. Bryant & F.S. Chapin III, 1985. Resource availability and plant antiherbivore defence. *Science*, 230: 895-899.

Collins, S.L. & S. Glenn, 1997. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between-patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, 21: 103-110.

Collins, S.L., 1987. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology*, 68: 1243-1250.

Collins, S.L., A.K. Knapp, J.M. Briggs, J.M. Blair & E.M. Steinauer, 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, 280: 745-747.

Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199:

1302-1310.

Cornelissen, J.H.C., H.M. Quested, D. Gwynn-Jones, R.S.T. van Logtestijn, M.A.H. De Beus, A. Kondratchuk, T.V. Callaghan & R. Aerts, 2004. Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology*, 18: 779-786.

Cornelissen, J.H.C., N. Perez-Harguindeguy, S. Diaz, J.P. Grime, B. Marzano, M. Cabido, V. Vendramini & B. Cerabolini, 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 143: 191-200.

Cornelissen, J.H.C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H. ter Stegge, H.D. Morgan, M.G.A van der Heijden., J.G. Pausas & H. Poorter, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.

Cornwell, W.K., D.W. Schilke & D. Ackerly, 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87: 1465-1471.

Corre, M. D., R.R. Schnabel & W.L. Stout, 2002. Spatial and seasonal variation of gross nitrogen transformations and microbial biomass in a Northeastern US grassland. *Soil Biology & Biochemistry*, 34: 445-457.

Correll, O., J. Isselstein & V. Pavlu, 2003. Studying spatial and temporal dynamics of sward structure at low stocking densities: the use of an extended rising-plate-meter method. *Grass and Forage Science*, 58: 450-454.

Craine, J. M., 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of ecology*, 93: 1041-1052.

Craine, J.M., 2007. Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman. *Journal of Ecology*, 95: 235-240.

Day, T. A. & J. K. Detling, 1990. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology*, 71: 180-188.

de Bello, F., J. Leps & M.-T. Sebastià, 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology*, 42 : 824-833.

de Bello, F., J. Leps & M.T. Sebastià, 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29: 801-810.

de Bello, F., W. Thuiller, J. Leps, P. Choler, J.C. Clément, P. Macek, M. T. Sebastià & S. Lavorel, 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20: 475-486.

des Abbayes, H., 1971. Flore et Végétation du Massif Armoricaïn. Presses universitaires de Bretagne, Saint-Brieuc, France.

de Foucault, B., 1984. Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse des Universités de Rouen et Lille II, deux tomes.

Diamonds, J.M., 1975. Assembly of species communities. Pages 342-444 in Cody , M.L. & Diamond , J.M.. Ecology and evolution of communities. Harvard, University Press, Cambridge, MA, US.

Diaz, S., I. Noy-Meir & M. Cabido, 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits ? Journal of Applied Ecology, 38: 497-508.

Diaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quétier, K. Grigulis & T.M. Robson, 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104: 20684-20689.

Diaz, S., S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, D. G. Michulnas, C. Skarpe, G. Rusch; M. Sternberg, I. Noy-Meir, J. Landsberg, W. Zhang, H. Clarks & B.C. Campbell, 2006. Plant trait responses to grazing - a global synthesis. Global Change Biology, 12: 1-29.

Dumont, B., A.J. Rook., Ch. Coran, K.U Röver, 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 2. Diet selection. Grass and Forage Science, 62: 159-171.

Dupré, C. & M. Diekmann, 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. Ecography, 24: 275-286.

Edwards, P.J. & S. Hollis, 1982. The distribution of excreta on new forest grassland used by cattle, ponies and deer. Journal of Applied Ecology, 19: 953-964.

Emery, N. C., P.J. Ewachuk & M. Bertness, 2001. Competition and salt-marsh zonation: stress tolerators may be dominant competitors. Ecology, 82: 2471-2485.

Eno, C., 1960. Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. Soil Science Society of America Journal, 24: 277-279.

Evju, M., G. Austrheim, R. Halvorsen, A. Myrsterud, 2009. Grazing responses in herbs in relation to herbivore selectivity and plant traits in an alpine ecosystem. Oecologia, 16: 77-85.

Ferraro, D.O. & M. Oesterheld, 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. Oikos, 98: 125-133.

Fleurance, G., P. Duncan & B. Mallevaud, 2001. Daily intake and the selection of

feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands. *Animal Research*, 50: 149-156.

Fonseca, C.R., Overton, J.M., Collins, B. & Westoby, M., 2000. Shifts in traits-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 88: 964-977.

Fortunel, C., E. Garnier, R. Joffre, E. Kazakou, H. Quested, K. Grigulis, S. Lavorel, P. Ansquer, H. Castro, P. Cruz, J. Dolezal, O. Eriksson, H. Freitas, C. Golodets, C. Jouany, J. Kigel, M. Kleyer, V. Lehsten, J. Leps, T. Meier, R. Pakeman, M. Papadimitriou, V.P. Pananastasis, F. Quétier, M. Robson, M. Sternberg, J.P. Theau, A. Thébault & M. Zarovali, 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90: 598-611.

Frank, D.A. & P.M. Groffman, 1998. Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology*, 79: 2229-2241.

Frank, D.A., 2007. Drought effects on above-and belowground production of a grazed temperate grassland ecosystem. *Oecologia*, 152: 131-139.

Frank, D.A., M. M. Kuns & D. R. Guido, 2002. Consumer control of grassland plant production. *Ecology*, 83: 602-606.

Fraser, L. H. & P.A. Keddy, 2005. Can competitive ability predict structure in experimental plant communities? *Journal of Vegetation Science*, 16: 571-578.

Fraser, L.H. & T.E. Milette, 2008. Effect of minor water depth treatments on competitive effect and response of eight wetland plants. *Plant Ecology*, 195: 33-43.

Fridley, J.D., 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos*, 90: 514-526.

Fukami, T., T. Martijn Bezemer, S.R. Mortimer & W.H. van der Putten, 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, 8: 1283-1290.

Fynn, R. W. S., C.D. Morris & K.P. Kirkman, 2005. Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of ecology*, 93: 384-394.

Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet & G. Laurent, 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15: 688-695.

Garnier, E., J. Cortez, G. Billèz, M.L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellman, C. Neill & J.P. Toussaint, 2004. Plant Functional Markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630-2637.

Gaucherand, S., P. Liancourt & S. Lavorel, 2006. Importance and intensity of competition along a fertility gradient and across species. *Journal of Vegetation Science*, 17: 455-464.

Gaudet, C. L. & P.A. Keddy, 1995. Competitive performance and species distribution in shoreline plant communities: a comparative approach. *Ecology*, 76: 280-291.

Gering, J.C., T.O. Crist & J.A. Veech, 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17: 488-499.

Gering, J.C., T.O. Crist & J.A. Veech, 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17: 488-499.

Gerry, A.K. & J.B. Wilson, 1995. The influence of initial size on the competitive responses of six plants. *Ecology*, 76: 272-279.

Glenn, S.M., S.L. Collins & D.J. Gibson, 1992. Disturbances in tallgrass prairie: local and regional effects on community heterogeneity. *Landscape Ecology*, 7: 243-251.

Goldberg, D. E. & K. Landa, 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of ecology*, 79: 1013-1030.

Goldberg, D. E. & L. Fleetwood, 1987. Competitive effect and response in four annual plants. *Journal of ecology*, 75: 1131-1143.

Goldberg, D. E. & T. E. Miller, 1990. Effects of different resource additions of species diversity in an annual plant community. *Ecology*, 71:213–225.

Goldberg, D.E., 1990. Components of resource competition in plant communities. Pages 27-49 in Grace, J.P. & D. Tilman. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, CA, USA.

Golodets, C., M. Sternberg & J. Kigel, 2009. A community-level test of the leaf-height-seed ecology scheme in relation to grazing conditions. *Journal of Vegetation Science*, 20: 392-402.

Grace, J.B, 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2: 1-28.

Grace, J.B. & D. Tilman, 1990. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, USA.

Grace, J.B. & H. Jutila, 1999. The relationship between species density and community biomass in grazed and ungrazed coastal meadows. *Oikos*, 85: 398-408.

Grace, J.B., 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology*, 5: 583-587.

Grant, S.A., L. Torvell, E.M. Sim, J.L. Small & R.H. Armstrong, 1996. Controlled grazing studies on *Nardus* grassland: effects of between-tussock sward height and species of grazer on *Nardus* utilization and floristic composition in two fields in Scotland. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1053-1064.

Green, R.A. & J.K. Detling, 2000. Defoliation-induced enhancement of total aboveground nitrogen yield of grasses. *Oikos*, 91: 280-284.

Grime J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250: 26-31.

Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester, England.

Grime, J.P., 1997. Biodiversity and ecosystem function: the Debate Deepens. *Science*, 277: 1260-1261.

Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86: 902-910.

Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17: 255-260.

Grime, J.P., 2007. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of Ecology*, 95: 227-230.

Grime, J.P., J.G. Hodgson & R. Hunt, 1988. Comparative plant ecology. A functional approach to common British species, Unwin Hyman Ltd, London.

Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological review*, 52: 107-145.

Grubb, P.J., 1985. Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. Pages 595-621 in White, J. The population structure of vegetation. Junk, Dordrecht, The Netherlands.

Grubb, P.J., M.A. Ford & L. Rochefort, 1997. The control of relative abundance of perennials in chalk grassland: is root competition or shoot competition more important?. *Phytocoenologia*, 27: 289-309.

Gurevitch, J., P. Wilson, J.L. Stone, P. Teese & J. Stoutenburgh, 1990. Competition among old field perennials at different levels of soil fertility and available space. *Journal of Ecology*, 78: 727-744.

Hadar, L., I. Noy-Meir & A. Perevolotsky, 1999. The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community: functional groups versus species. *Journal of Vegetation Science*, 10: 673-682.

Hartley, S. E. & L. Amos, 1999. Competitive interactions between *Nardus stricta* L. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull: the effect of fertilizer and defoliation on above- and below-ground performance. *Journal of ecology*, 87: 330-340.

Hatch, D.J., R.D. Lovell, R.S. Antill, S.C. Jarvis & P.M. Owen, 2000. Nitrogen mineralization and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertilizer or dung. *Biology and Fertility of Soils*, 30: 288-293.

Hättenschwiler, S. & P. Gasser, 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 1519-1524.

Hättenschwiler, S., A.V. Tiunov & S. Scheu, 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual review of ecology evolution and systematics*, 36: 191-218.

Hedges, L. V., J. Gurevitch & P.S. Curtis, 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 80: 1150-1156.

Hermes, D.A. & W.J. Mattson, 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The quarterly review of biology*, 67: 283-335.

Hill, M.O. & H.G. Gauch, 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.

Hobbie, S.E., 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 336-339.

Hobbs, N.T., 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wild Management*, 60: 695- 713.

Holland, E.A. & J.K. Detling, 1990. Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology*, 71: 1040-1049.

Hooper, D.U., F.S. Chapin III, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naem, B. Schmid, H. Setälä, A.J. Symstad, J. Vandermeer & A.A. Wardle, 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3-35.

Hooper, U.H. & P.M. Vitousek, 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277: 1302-1305.

Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 477-503.

Huston, M.A., 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113: 81-101.

Huston, M.A., 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110: 449-460.

Hutchinson, G.E., 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 105: 1-12.

Isselstein, J., B.A. Griffith, P. Prade & S. Venerus, 2007. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 1. Nutritive value of herbage and livestock Performance. *Grass and Forage Science*, 62: 145-158.

Kahmen, A., C. Renker, S.B. Unsicker & N. Nuchmann, 2006. Niche complementarity for nitrogen: an explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship?. *Ecology*, 87: 1244-1255.

Kahmen, S. & P. Poschlod, 2004. Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science*, 15: 21-32.

Keddy, P.A., 1984. Plant zonation on lakeshores in Nova Scotia: a test of the resources specialization hypothesis. *Journal of Ecology*, 72: 797-808.

Keddy, P.A., 1989. *Competition*. Chapman and Hall, London.

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.

Keddy, P.A., L. Twolan-Strutt & I.C. Wisheu, 1994. Competitive effect and response ranking in 20 wetland plants: are they consistent across three environments?. *Journal of Ecology*, 82: 635-643.

Keddy, P.A., L.H. Fraser & I. C. Wisheu, 1998. A comparative approach to examine competitive response of 48 wetland plant species. *Journal of Vegetation Science*, 9: 777-786.

Kirvidze, Z., F.I. Pugnaire, R.W. Brooker, P., Choler, C.J. Lortie, R. Michalet & R.M. Callaway, 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology*, 86: 1395-1400.

Klimek, S., A. Richter gen. Kemmermann, M. Hofmann & J. Isselstein, 2007. Plant species richness and composition in managed grasslands: the relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation*, 134: 559-570.

Klimek, S., L. Marini, M. Hofmann & J. Isselstein, 2008. Additive partitioning of plants diversity with respect to grassland management regime, fertilisation and abiotic factors. *Basic and Applied Ecology*, 9: 626-634.

- Knevel, I.C., R.M. Bekker, J.P. Bakker & M. Kleyer, 2003. Life-history traits of the Northwest European flora: A data-base (LEDA). *Journal of Vegetation Science*, 14: 611-614.
- Knops, J.M.H., K.L. Bradley & D.A. Wedin, 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters*, 5: 454-466.
- Krysl, L.J., M.E. Hubbert, B.E. Sowell, G.E. Plumb, T.K. Jewett, M.A. Smith & J.W. Waggoner, 1984. Horses and cattle grazing in the Wyoming Red Desert. I. Food habits and dietary overlap. *Journal of Range Management*, 37: 72-76.
- Lande, R., 1996. Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76: 5-13.
- Landsberg, J., S. Lavorel & J. Stol, 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science*, 10: 683-696.
- Lavorel, S. & E. Garnier, 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N.S.G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quetier, A. Thébault & A. Bonis, 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 22: 134-147.
- Lavorel, S., S. McIntyre & K. Grigulis, 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: how many functional groups? *Journal of Vegetation Science*, 10: 661-672.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg & T.D.A. Forbes, 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 474-478.
- Leps, J., F. de Bello, S. Lavorel & S. Berman, 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78: 481-501.
- Levine, S. A. & R. T. Paine, 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71: 2744-2747.
- Liancourt, P., R.M. Callaway & R. Michalet, 2005. Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86: 1611-1618.
- Lockaby, B.G., A.L. Murphy & G.L. Somers, 1996. Hydroperiod influences on nutrient dynamics in decomposing litter of a floodplain forest. *Soil Science Society of America Journal*, 60: 1267-1272.

Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J.P. Grime, A. Hector, D.U. Hooper, M.A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman & D.A. Wardle, 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294: 804-845.

Louault, F., V.D. Pillar, J. Aufrère, E. Garnier & J.F. Soussana, 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16: 151-160.

Loucougaray, G., 2003. Régimes de pâturage et hétérogénéité de la structure et du fonctionnement de la végétation prairiale (Marais Poitevin). Thèse de Doctorat, Université de Rennes 1.

Loucougary, G., A. Bonis, & J.B. Bouzillé, 2004. Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation*, 116: 59-71.

Lundholm, J.T. & D.W. Larson, 2003. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography* 26: 715-722.

Lundholm, J.T., 2009. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 20: 377-391.

MacArthur, R. & Levin, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
management tool. Pages 185-210 in WalliesDeVries, M.F., J.P. Bakker & S.E. Van Wieren. *Grazing and management conservation*. Kluwer Academics Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Martin, B., I. Verdier-Metz, S. Buchin, C. Hurtaud & J.B Coulon, 2005. How do the nature of forages and pasture diversity influence the sensory quality of dairy livestock products? *Animal Science*, 81: 205-212.

Mason, N.W.H., K. MacGillivray, J.B. Steel & J.B. Wilson, 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14: 571-578.

McGill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178-184.

McIntosh, R.P., 1985. *The background of ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

McIntyre, S., S. Lavorel & R.M. Tremont, 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 83: 31-44.

McNaughton, S.J., 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs*, 55: 259-294.

McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. & M.M. McNaughton, 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by african grazers. *Science*, 278: 1798-1800.

McPhee, C. S. & L.W. Aarssen, 2001. The separation of above- and below-ground competition in plants. A review and critique of methodology. *Plant Ecology*, 152: 119-136.

Ménard, C., 1999. Etude comparée du comportement alimentaire des chevaux et des bovins en pâturage extensif. Mémoire de DEA, Université de Rennes 1, France.

Ménard, C., P. Duncan, G. Fleurance, J.Y. Georges & M. Lila, 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. *Journal of applied ecology*, 39: 120-133.

Milchunas, D.G. & W.K. Lauenroth, 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63: 327-366.

Milchunas, D.G., O.E. Sala & W.K. Lauenroth, 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, 132: 87-106.

Miller, T.E. & P.A. Werner, 1987. Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. *Ecology*, 68: 1201-1210.

Mokany, K., J. Ash & S. Roxburgh, 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 2008: 884-893.

Mommer, L., Lenssen, J.P., Huber, H., Visser, E.J.W. & de Kroon H., 2006. Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. *Journal of Ecology*, 94: 1117-1129.

Motulsky, H. & A. Christopoulos, 2004. Fitting models to biological data using linear & nonlinear regression. A practical guide to curve fitting. Oxford University Press, New York, USA.

Mouillot, D., Mason, W.H.N., Dumay, O. & Wilson, J.B., 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142: 353-359.

Mulder, C.P.H., D.D. Ulassi & F. Doak, 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 6704-6708.

Naeem, S., L.J. Thompson, S.P. Lawler, J.H. Lawton & R.M. Woodfin, 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368: 734-737.

- Navas, M.L. & C. Violle, 2009. Plant traits related to competition. How do they shape the functional diversity of communities. *Community Ecology*, 10: 131-137.
- Neill, C., 1995. Seasonal flooding, nitrogen mineralization and nitrogen utilization in a prairie marsh. *Biogeochemistry*, 30: 171-189.
- Newman, E.I., 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, 244: 310.
- Niu, K., S. Zhang, B. Zhao & G. Du, 2010. Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow. *Plant soil*, 330: 215-223.
- Noble, I.R. & R.O. Slatyer, 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Plant Ecology*, 43: 5-21.
- Novoplansky, A. & D.E. Goldberg, 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science*, 12: 199-208.
- Noy-Meir, I., M. Gutman & Y. Kaplan, 1989. Responses of mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77: 290-310.
- Odberg, F.O. & K. Francis-Smith, 1977. Studies on the formation of ungrazed eliminative areas in fields used by horses. *Applied Animal Ethology*, 3: 27-37.
- Olf, H. & M.E. Ritchie, 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 261-265.
- Olf, H. & M.E. Ritchie, 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 261-265.
- Olofsson, J. & L. Oksanen, 2002. Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos*, 96: 507-515.
- Olofsson, J., C. de Mazancourt & M.J. Crawley, 2008. Spatial heterogeneity and plant species richness at different spatial scales under rabbit grazing. *Oecologia*, 156: 825-834.
- Oomes, M.J.M., P.J. Kuikman & F.H.H. Jacobs, 1997. Nitrogen availability and uptake by grassland in mesocosms at two water levels and two water qualities. *Plant and Soil*, 192: 249-259.
- Osoro, K., R. Celaya, A. Martinez, J.M. Vasallo, 1999. Development of sustainable systems in marginal heathland regions. *LSIRD Network Network Newsletter* (6).
- Pakeman, R. J., 2004. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology*, 92: 893-905.

Palmer, M.W., 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, Praha, 29: 511-530.

Parsons, A.J. & B. Dumont, 2003. Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*, 52: 161-179.

Pavlu, V., M. Hejcman, L. Pavlu & J. Gaisler, 2007. Restoration of grazing management and its effect on vegetation in an upland grassland. *Applied Vegetation Science*, 10: 375-382.

Peco, B., I. De Pablos, J. Traba & C. Levassor, 2005 The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 6: 175-183.

Peltzer, D. A., S.D. Wilson & A.K. Gerry, 1998. Competition intensity along a productivity gradient in a low-diversity grassland. *The American Naturalist*, 151: 465-476.

Petchey, O.L. & K.J. Gaston, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741-758.

Petchey, O.L. & K.J. Gaston., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5: 402-411.

Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46: 299-312.

Pickett, S.T.A. & P.S. White, 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic press, New York, New York, USA.

Polley, H.W. & J.K. Detling, 1989. Defoliation, nitrogen and competition: effects on plant growth and nitrogen nutrition. *Ecology*, 70: 721-727.

Pollock, M. M., R.J. Naiman & T.A. Hanley, 1998. Plant species richness in riparian wetlands-A test of biodiversity theory. *Ecology*, 79: 94-105.

Posse, G., J. Anchorena & M.B. Collantes, 2000. Spatial micro-patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. *Journal of Vegetation Science*, 11: 43-50.

Proulx, M. & A. Mazumder, 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, 79: 2581-2592.

Pucheta, E., M. Cabido, S. Diaz & G. Funes, 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica*, 19: 97-105.

Putz, F.E. & C.D. Caham, 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedling. *Forest Ecology and Management*, 49: 267-275.

Questad, E. J. & B. L. Foster, 2008. Coexistence through spatio-temporal heterogeneity and species sorting in grassland plant communities. *Ecology Letters*, 11: 717-726.

Raunkier, C., 1934. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford University Press, Oxford.

Reader, R.J. & B.J. Best, 1989. Variation in competition along an environmental gradient : *Hieracium Floribundum* in an abandoned pasture. *Journal of Ecology*, 77: 673-684.

Rees, M. & M. Westoby, 1997. Game-theoretical evolution of seed mass in multi-species ecological models. *Oikos*, 78: 116-126.

Reich, P.B., M.B. Walters & D.S. Ellsworth, 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94: 13730-13734.

Reynolds, H.L., B.A. Hungate, F.S. Chapin III & C.M. D'Antonio, 1997. Soil heterogeneity and plant competition in an annual grassland. *Ecology*, 78: 2076-2090.

Ribeiro, D.B., P.I. Prado, K.S. Brown & A.V.L. Freitas, 2008. Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmented landscape: importance of scale and implications for conservation. *Diversity and Distributions*, 14: 961-968.

Ricklefs, R.E., 1997. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist*, 111: 376-381.

Ricotta, C., 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6: 479-486.

Ritchie, M.E. & H. Olff, 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. Pages 175-204 in Olff, H., V.K. Brown & R.H. Drent. *Herbivores: Between Plants and Predators*. The 38th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science, Oxford, UK.

Ritchie, M.E., D. Tilman & J.M.H. Knopps, 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in Oak savanna. *Ecology*, 79: 165-177.

Rook, A.J., B. Dumont, J. Isselstein, K. Osoro, M.F. WallisDeVries, G. Parente & J. Mills, 2004. Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review. *Biological Conservation*, 119: 137-150.

Rossignol, N., 2006. Hétérogénéité de la végétation et du pâturage: conséquences fonctionnelles en prairie naturelle. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Rennes 1, France.

Rossignol, N., A. Bonis & J.-B. Bouzillé, 2006. Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland.

Applied Soil Ecology, 31: 62-72.

Roxburgh, S. H., K. Shea & J. B. Wilson, 2004. The intermediate disturbance hypothesis : patch dynamics and mechanisms of species coexistence. Ecology, 85: 359-371.

Ruess, R.W. & S.J. McNaughton, 1987. Grazing and the dynamics of nutrient and energy regulated by microbial processes in the Serengeti grasslands. Oikos, 49: 101-110.

Rusch, G.M. & M. Oesterheld, 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. Oikos, 78: 519-526.

Ryding, H. & J. Bengtsson, 1990. Competition theory: toward a synthesis? Journal of Vegetation, 1: 567- 569.

Sammul, M., K. Kull, L. Oksanen & P. Vaeromann, 2000. Competition intensity and its importance: results of field experiments with *Anthoxantum odoratum*. Oecologia, 125: 18-25.

Schumacher, J. & C. Roscher, 2009. Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. Oikos, 118: 1659-1668.

Scurlock, J.M.O., K. Johnson & R.J. Olson, 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. Global Change Biology, 8: 736-753.

Sebastià, M.T., F. de Bello, L. Puig & M. Taull, 2008. Grazing as a factor structuring grasslands in the Pyrenees. Applied Vegetation Science, 11: 215-222.

Semmartin, M. et M. Oesterheld, 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. Oecologia, 126: 225-230.

Semmartin, M., M.R. Aguiar, R.A. Distel, A.S. Moretto & C.M. Ghera, 2004. Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. Oikos, 107: 148-160.

Shipley, B., D. Vile & E. Garnier, 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. Science, 314: 812-814.

Silvertown, J., M.E. Dodd, D.J.G. Gowing & J.O. Mountford, 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. Nature, 400: 61-63.

Silvertown, J.W. & F.R. Wilkin, 1983. An experimental test of the role of micro-spatial heterogeneity in the co-existence of congeneric plants. Biological Journal of the Linnean Society, 19: 1-8.

Singer, F.J. & K.A. Schoenecker, 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? Forest Ecology and Management, 181: 189-204.

Spehn, E.M., A. Hector, J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M.C. Caldeira, M. Diemer, P.G. Dimitrakopoulos, J.A. Finn, H. Freitas, P.S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Högberg, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, J. Koricheva, P.W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C.P.H. Mulder, G. O'Donovan, S.J. Orway, C. Palmberg, J.S. Pereira, A.B. Pfisterer, A. Prinz, D.J. Read, E.D. Schulze, A.S.D. Siamantziouras, A.C. Terry, A.Y. Troumbis, F.I. Woodward, S. Yashi & J.H. Lawton, 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs*, 75: 37-63.

Steinauer, E.M. & S.L. Collins, 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology*, 76: 1195-1205.

Sternberg, M., M. Gutman, A. Perevolotsky, E.D. Ungar & J. Kigel, 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology*: 37, 224-237.

Stubbs, W.J. & J.B. Wilson, 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92: 557-567.

Suding, K. N. & D. Goldberg, 2001. Do disturbances alter competitive hierarchies? Mechanisms of change following gap creation. *Ecology*, 82: 2133-2149.

Taylor, D.R., L.W. Aarssen & C. Loehle, 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity : a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, 58: 239-250.

Thompson, K., A.P. Askew, J.P. Grime, N.P. Dunnett & A.J. Willis, 2005. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology*, 19: 355-358.

Tilman, D. 1997. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos*, 80: 185.

Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.

Tilman, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Tilman, D., 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58: 3-15.

Tilman, D., 2001. Functional diversity. Pages 109-120 in Levin, S.A. Encyclopedia of biodiversity. Academic Press.

Tilman, D., 2007. Resource competition and plant traits: a response to Craine *et al.* (2005). *Journal of Ecology*, 95: 231-234.

Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann, 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.

Tilman, D., P.B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke & C. Lehman, 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294: 843-845.

Tournade, F., 1993. Les prairies naturelles humides communales du Marais Poitevin. Organisation, fonctionnement & génèse d'un agro-écosystème. Thèse de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes (ENSAR).

Tracy, B.F. & D.A. Franck, 1998. Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem : Yellowstone National Park. *Oecologia*, 114: 556-562.

Turkington, R., E. Klein, & C.P. Chanway, 1993. Interactive effects of nutrients and disturbance: an experimental test of plant strategy theory. *Ecology*, 74: 863-878.

Turner, M.G., 1987. Effects of grazing by feral horses, clipping, trampling and burning on a Georgia salt marsh. *Estuaries*, 10: 54-60.

Twolan-Strutt, L. & P.A. Keddy, 1996. Above- and belowground competition intensity in two contrasting wetland plant communities. *Ecology*, 77: 259-270.

Van den Bos, J. & J.P. Bakker, 1990. The development of vegetation patterns by cattle grazing at low stocking rate density in the Netherlands. *Biological Conservation*, 51: 263-272.

Van Der Wal, R., M. Egas, A. Van der Veen, J. Bakker, 2000. Effects of resource competition and herbivory on plant performance along a natural productivity gradient. *Journal of ecology*, 88: 317-330.

van Oorschot, M., N. van Gaalen, E. Maltby, N. Mockler, A. Spink & J.T.A. Verhoeven, 2000. Experimental manipulation of water levels in two French riverine grassland soils. *Acta Oecologica*, 21: 49-62.

Van Wieren, S.E., 1995. The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56: 11-23.

Van Wieren, S.E., 1998. Grazing and animal species richness: potential and limits of a

Van Wijnen, H.J. & R. van der Wal, 1999. The impact of herbivores on nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia*, 118: 225-251.

Veech, A., K.S. Summerville, T.O. Crist & J.C. Gering, 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, 99: 3-9.

Vesk, P.A., M.R. Leishman & M. Westoby, 2004. Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *Journal of Applied Ecology*, 41: 22-31.

Vile, D., B. Shipley & E. Garnier, 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters*, 9: 1061-1067.

Violle C., A. Bonis, M. Plantegenest, C. Cudennec, C. Damgaard, B. Marion, D. Le Cœur & J.B. Bouzillé, 2010. Plant traits capture species diversity and coexistence mechanisms along a disturbance gradient. *Oikos*.

Violle, C., M.L Navas, D. Vile, E. Kezakou, C. Fortunel, I. Hummel & E. Garnier, 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.

Vitousek, P.M., 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency . *The American Naturalist*, 119: 553-572.

Vivian-Smith, G., 1997. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology*, 85: 71-82.

Voesenek, L.A.C.J., T.D. Colmer, R. Pierik, F.F. Millenaar & A.J.M. Peeters, 2006. How plants cope with complete submergence. *New phytologist*, 170: 213-226

Wagner, H.H., O. Wildi & K.C. Eswald, 2000. Additive partitioning of plants species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology*, 15: 219-227.

WallisDeVries, M.F. & C. Daledoubt, 1994. Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia*, 100: 98-106.

WallisDeVries, M.F., E.A. Laca & M.W. Demment, 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia*, 121: 355-363.

Wang, P., T. Stieglitz, D.W. Zhou & J.F. Cahill, 2010. Are competitive effect and response two sides of the same coin, or fundamentally different? *Functional Ecology*, 24: 196-207.

Watt, T.A. & W.D. Gibson, 1988. The effects of sheep grazing on seedling establishment and survival in grassland. *Vegetatio*, 78: 91-98.

Wedin, D.A. & D. Tilman, 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia*, 84: 433-441.

Weiher, E., A. van der Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier & O. Eriksson, 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of vegetation science*, 10: 609-620.

Weiher, E., G.D. Clarke, P. A. Keddy, 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81: 309-322.

Weiner, J., D.B. Wright & S. Castro, 1997. Symmetry of below-ground competition between *Kochia scoparia* individuals. *Oikos*, 79: 85-91.

Welden, C.W. & W.L. Slauson, 1986. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology*, 61: 23-44.

Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199: 213-227.

Westoby, M., 1999. The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. Pages 893- 896 in D. Eldridge & D. Freudenberger. VIth international rangeland congress, vol 2. International Rangeland Congress, Townsville, Australia.

Westoby, M., D.S., Falster, A.T. Moles, P.A. Vesk, I.J. Wright, 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125-159.

Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.

Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 231-251.

Wilson, D. W. & D. Tilman, 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, 74: 599-611.

Wilson, J.B., 1988. Shoot competition and Root competition. *Journal of Applied Ecology*, 25: 279-296.

Wilson, J.B., 1994. The “intermediate disturbance hypothesis” of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, 18: 176-181.

Wilson, J.B., 2007. Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: Limiting similarity lives! A reply to Grime. *Journal of Vegetation Science*, 18: 451-452.

Wilson, S. D. & D. Tilman, 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology*, 73: 1050-1065.

Wilson, S. D. & D. Tilman, 1995. Competitive responses of eight old-field plant species in four environments. *Ecology*, 76: 1169-1180.

Wilson, S.D., 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. Pages 53-69 in Hutchings, M.J., John, E.A. & Stewart, A.J.A.. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Scientific, Oxford, GB.

Wright, I.J., Reich, B.R., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E.,

Groom, P.K., Gulias, J., Hitosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.

Yang, Y., J. Fang, W. Ma, D. Guo & A. Mohammat, 2010. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 268-277.

Zacheis, A., R.W. Ruess & J.W. Hupp, 2002. Nitrogen dynamics in an Alaskan salt marsh following spring use by geese. *Oecologia*, 130: 600-608.